



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

Diversificación en un complejo de aves de las zonas bajas de Mesoamérica:

***Sporophila torqueola* (Aves: Emberizidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ARTURO OLVERA VITAL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO-SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO
RED DE BIOLOGÍA EVOLUTIVA, INECOL AC

CIUDAD DE MÉXICO. MARZO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

Diversificación en un complejo de aves de las zonas bajas de Mesoamérica:

***Sporophila torqueola* (Aves: Emberizidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ARTURO OLVERA VITAL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO-SIGÜENZA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO
RED DE BIOLOGÍA EVOLUTIVA, INECOL AC

CIUDAD DE MÉXICO. MARZO, 2017



OFICIO FCIE/DEP/117/2017

ASUNTO: Oficio de Jurado

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 de mayo del 2016** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **OLVERA VITAL ARTURO** con número de cuenta **304074859** con la tesis titulada "**Diversificación en un complejo de aves de las zonas bajas de Mesoamérica: *Sporophila torqueola* (Aves: Emberizidae)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
Vocal: DR. RAFAEL ANTONIO RUEDA HERNÁNDEZ
Secretario: DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ
Suplente: DRA. PATRICIA RAMÍREZ BASTIDA
Suplente: DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de febrero de 2017

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/mnm

Agradecimientos

Agradezco al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México** por darme la oportunidad de cursar mis estudios de maestría en el área de Sistemática, y por los recursos recibidos a través del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (**PAEP**), para realizar una estancia de investigación en Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**) por la beca otorgada para la realización de mis estudios (**CVU: 545419**).

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (**DGAPA**) por el apoyo brindado a través de los proyectos **PAPIIT (IN 217212 y 215515)** para realizar estancias de medición en los siguientes museos: American Museum of Natural History (**AMNH**), Academy of Natural Sciences, Philadelphia (**ANSP**), Cornell University Museum of Vertebrates (**CUMV**), National Museum of Natural History (**USNM**). Este apoyo también se utilizó para la realización de trabajo de campo en Oaxaca.

A los miembros del **comité tutor**: Dr. Adolfo Gerardo Navarro-Sigüenza, Dr. Luis Antonio Sánchez González y Dr. Octavio Rafael Rojas Soto; y a los miembros **del jurado**: Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga Dr. Rafael Antonio Rueda Hernández y Dra. Patricia Ramírez Bastida, por el apoyo recibido y los comentarios realizados a este manuscrito.

Agradecimientos a título personal

El presente trabajo no pudo llevarse a cabo sin el apoyo de muchas personas, especialmente me gustaría agradecer a mi asesor de Tesis, el Dr. Adolfo Navarro Sigüenza, por todo el apoyo brindado desde mi llegada a su laboratorio, hace tantos años, hasta la fecha, y en el futuro, pues no dudo que lo siga haciendo. Le agradezco por, su paciencia, las palabras de ánimo, las felicitaciones, y también por las correcciones, regaños y el nunca dejar de presionarme hasta la conclusión del proyecto.

Agradezco también a Octavio Rojas y Luis Antonio Sánchez González por sus comentarios, sus opiniones y sus correcciones, que fueron una guía para mi proyecto.

A Ma. del Coro Arizmendi, Rafael Rueda y a Patricia Ramírez por sus amables y valiosos comentarios al manuscrito

Al personal de las colecciones que visite, por permitirme consultar las colecciones a su cargo y haberme recibido tan amablemente.

AMNH: Dr. Joel Cracraft, B. S. Paul R. Sweet, Lydia Garetano y Peter Capainolo

ANSP: Dr. Nate Race

CNAV: Dra. B. Patricia Escalante Pliego, M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo

CUMV: Charles Daria, Nicholas Mason

MZFC: Dr. Adolfo Navarro Sigüenza, M. en C. Fanny Rebón Gallardo

UMSNH: Dra. Laura Villaseñor.

USNM: B. S. Brian K. Schmidt.

Al equipo de trabajo del Laboratorio de Ornitología de Cornell, Dr. Irby J. Lovette, Dr. Nicholas Mason, Dra. Bronwyn Butcher y Dr. Leonardo Campagna; por permitirme compartir su laboratorio por unos días.

A Nick Mason por haberme recibido tan amablemente en su casa y acompañarnos en una expedición al Estado de Oaxaca.

A Fanny Rebón, por seguir siendo una buena amiga y por todo el apoyo moral que me brindó.

A Alejandro Gordillo que siguió de cerca el avance de mi trabajo y siempre estuvo dispuesto ayudarme con todo el material de trabajo, los trámites, la literatura, algún consejo y alguna broma.

A Marco, que además de ser un buen amigo, me permitió acompañarle en una salida de campo que paso a tener tres objetivos diferentes.

A todos los amigos y compañeros del Museo, que entre pláticas, bromas, pizza, suchi, pasteles y convivencia diaria, ayudaron a enriquecer mi experiencia como estudiante de posgrado y de algún modo, también el presente trabajo. Adolfo, Luis, Gordillo, Fanny, Cesar, Marco, Polo, Jano, Pilar, Ricardo, Marisol, Aura, Alfonsina, Héctor, Alán, Daniel, Fernanda, Enrique, Claudia, Diego, Fausto, Arturo Arellano, Fernando y Violeta.

A Mari, Goyo y Héctor, mi familia, que siempre apoyaron mi decisión de dedicarme a la ciencia y continuar mis estudios hasta una Maestría (y más allá). Los quiero mucho.

De una manera muy especial agradezco a Marisol por ser siempre un apoyo fundamental en mi vida, y una fuente de inspiración y de aliento en mi trabajo. Porque durante estos años has sido mi compañera de maestría, de vida, y ahora, de paternidad.

*A Luz Adriana, mi hija
y mi motor para seguir adelante*

*A Marisol, mi esposa, mi compañera y
mi eterno apoyo; siempre a mi lado*

Índice

| | |
|--|----|
| Resumen | 11 |
| Abstract | 12 |
| Introducción | 13 |
| El género <i>Sporophila</i> | 14 |
| <i>Sporophila torqueola</i> como modelo | 16 |
| Objetivos | 19 |
| Métodos | 20 |
| Toma de datos y análisis preliminares | 20 |
| Variación debida al sexo | 22 |
| Variación geográfica | 22 |
| Variación clinal | 25 |
| Resultados | 26 |
| Análisis preliminares | 26 |
| Variación debida al sexo | 26 |
| Variación geográfica | 29 |
| Variación clinal | 34 |
| Discusión | 37 |
| Variación debida al sexo | 37 |
| Variación geográfica | 37 |
| Variación clinal | 39 |
| Implicaciones taxonómicas y para la conservación | 40 |
| Conclusiones | 42 |
| Referencias | 43 |

Índice de Figuras

| | |
|--|----|
| Fig 1. Representación simplificada de los principales grupos reconocibles por plumaje _____ | 18 |
| Fig 2. Caracteres morfométricos que fueron medidos _____ | 21 |
| Fig 3. Patrones de coloración incluidos en los análisis _____ | 21 |
| Fig 4. Mapa de las localidades y las Unidades Geográficas Operacionales (OGUs) _____ | 24 |
| Fig 5. Variación entre la media de cada variable según el sexo y los grupos de plumaje _____ | 27 |
| Fig 6. Frecuencia de los patrones de coloración respecto al sexo _____ | 28 |
| Fig 7. Dendrogramas _____ | 29 |
| Fig 8. Análisis de componentes principales, PC1 contra PC2 _____ | 30 |
| Fig 9. Análisis canónico discriminante _____ | 32 |
| Fig 10. Frecuencia en que fue observado cada patrón de coloración de los machos respecto a las Unidades Geográficas _____ | 33 |
| Fig 11. Gráficos de caja y bigotes por Unidad Geográfica _____ | 34 |
| Fig 12. Gráficos de dispersión, coordenadas geográficas contra PC1 y PC2 _____ | 36 |

Índice de Tablas

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Número de ejemplares medidos por Unidad Geográfica _____ | 23 |
| Tabla 2. Tabla de ANOVA tipo II. Factores: Grupos de plumaje y sexo _____ | 26 |
| Tabla 3. Correlación de cada variable con los dos primeros componentes principales y la proporción de varianza que explican cada uno _____ | 31 |
| Tabla 4. Diferencias significativas honestas en el componente principal 2, entre los grupos propuestos _____ | 31 |
| Tabla 5. Resultados de los modelos de regresión múltiple coordenadas geográfica contra PC1 y PC2 _____ | 35 |

Resumen

El género *Sporophila*, compuesto por entre 33 y 40 especies, es reconocido por su amplia diversidad, fenotípica y genética. Un grupo, igualmente diverso, dentro de este género es el complejo *Sporophila torqueola*, que se distribuye en las tierras bajas de Mesoamérica, desde el sur de Texas hasta el norte de Panamá. En este complejo se han reconocido cinco subespecies incluidas en tres grupos diferenciables por su plumaje. En este trabajo se estudiaron los patrones de diversificación en la morfología de *S. torqueola*. Para ello midieron 663 ejemplares de colección biológicas y se evaluó la variación entre 26 Unidades Geográficas Operacionales que juntas abarcan la distribución completa del complejo. Mediante el uso de Análisis de varianza se observaron diferencias significativas entre machos y hembras, por lo que fueron tratados por separado. Para evaluar la variación en los datos morfométricos se usaron análisis multivariados y para evaluar la variación en la presencia de patrones de coloración se usaron análisis de frecuencias. La variación geográfica observada posiblemente se deba a un proceso de especiación en alopatría, en donde se ven modificadas la longitud de la cola y la cuerda alar, presencia de barras alares y otros patrones de plumas blancas en el cuerpo. Debido tales diferencias, se llegó a la conclusión de que *S. torqueola* es un complejo de tres especies: *S. torqueola*, la especie nominal, distribuida en las tierras bajas del oeste de México; *S. sharpei*, en el norte de Tamaulipas y los estados adyacentes de Nuevo León y Texas; y *S. morelleti*, que se distribuye desde el sur de Tamaulipas hasta Oaxaca por la costa Atlántica de México y hasta el norte de Panamá por ambas costas. Un segundo factor relacionado con la variación geográfica, fue una tendencia clinal norte-sur que afecta el tamaño del pico y el grado con que se presentan patrones de plumaje oscuros en todo el cuerpo, lo que concuerda con las reglas ecogeográficas de Allen y Gloger, especialmente en *S. morelleti*. De aceptarse esta nueva propuesta taxonómica para este complejo de especies, traería importantes consecuencias para su conservación. *S. sharpei* pasaría a ser una especie cuasiendémica para México, y amenazada debido a que se ha registrado una importante disminución de sus poblaciones en Texas, mientras *S. torqueola* sería una especie endémica de México asociada a las tierras bajas del Pacífico. Esta región ha sido considerada por varios autores como un área relevante y de alta prioridad para la conservación debido a su gran riqueza de endemismos y al estar amenazada por la destrucción de sus hábitats naturales.

Abstract

The genus *Sporophila*, is composed of 33 or 40 species, and is recognized for its wide phenotypic and genetic diversity. A group with similar diversity is the *Sporophila torqueola* complex, which is distributed in Mesoamerica's lowlands, from southern Texas to northern Panama. Five subspecies included in three groups differentiable by plumage have been recognized in this complex. .

Herein I studied the patterns of diversification in morphology of *S. torqueola*. In order to do this, I measured 663 specimens from biology collections and evaluated its variation among 26 Operational Geographic Units (OGUs), that together comprise the distribution of the complex. Also, significant differences were observed, using analysis of variance, between males and females, and thus, were treated separately.

Multivariate analyses were used to evaluate the variation in the morphometric data and frequency analyses were used to evaluate the variation in coloration patterns. The observed geographic variation is possibly due to a process of speciation in allopatry, where the length of the tail and the wing chord, presence of wing bars and patterns of white feathers in the body are modified. I concluded that *S. torqueola* is a complex of three species: *S. torqueola*, the nominal species, distributed in the lowlands of western Mexico; *S. sharpei*, in northern Tamaulipas and the adjacent states of Nuevo Leon and Texas; and *S. morelleti*, distributed from southern Tamaulipas to Oaxaca along the Atlantic coast of Mexico and to the north of Panama along both coasts. A second factor related to geographic variation was a north-south clinal trend affecting bill size and the degree to occurrence of dark plumage patterns throughout the body, consistent with Allen and Gloger's ecogeographic rules, particularly in the species *S. morelleti*.

If this new taxonomic proposal were accepted, it would have important consequences for conservation of the complex. *S. sharpei* would become a quasi-endemic species for Mexico, threatened by a significant decline in its populations in Texas, while *S. torqueola* would be an endemic species of Mexico associated with the Pacific lowlands. This region has been considered by several authors as a relevant area for conservation due to its great number of endemism and because is threatened by the destruction of its natural habitats.

Introducción

Es bien conocido que todas las especies presentan cierto grado de variación natural en sus poblaciones lo que constituye la materia prima sobre la que actúan los procesos evolutivos. Además de las diferencias debidas al sexo y la edad, esta variación puede ser originada por diversas causas como el aislamiento poblacional u otros factores históricos, adaptaciones particulares al medio físico, la influencia de una coloración críptica en la tasa de supervivencia, y el desplazamiento de caracteres por competencia o plasticidad fenotípica (Aldrich y James 1991). En un contexto evolutivo, un estudio detallado sobre la diversidad morfológica de una especie puede aportar información sobre su estructura poblacional, sobre las posibles adaptaciones locales que tengan a determinados factores ecológicos, o sobre la existencia de caracteres diagnosticables como evidencia de un proceso de especiación (Aldrich y James 1991, Ferree 2013, Rae 1998, Ratcliffe y Grant 1983, Rojas-Soto 2003, Zink 1989).

Dado que los caracteres morfológicos son fácilmente observables, históricamente la mayoría de las especies fueron descritas basándose en ellos bajo los conceptos morfológico y biológico de especie. En la actualidad se sigue utilizando a los caracteres morfológicos en la delimitación taxonómica de las aves, independientemente del concepto de especie utilizado (Alström *et al.* 2008, Helbig *et al.* 2002, Padial *et al.* 2010, De Queiroz 1998, 2007). Estos estudios se basan en la idea de que las especies de diversificación reciente son difíciles de reconocer, pues solo poseerán algunas propiedades secundarias diferentes de la especie hermana o de la especie madre dependiendo del grado de separación en que se encuentre en la actualidad, por ejemplo las llamadas especies crípticas, son especies sin diferencias morfológicas apreciables, pero con diferencias significativas en otras propiedades, como las características genéticas (ejem. Arbeláez-Cortés *et al.* 2012), conductuales (ejem. Sosa-López *et al.* 2013) o de nicho (ejem. Ruiz-Sánchez *et al.* 2015). Esta dificultad puede ser salvada incorporando varios tipos de caracteres para reconocer los límites entre estas especies.

Los estudios morfológicos no solo tienen relevancia taxonómica, sino que también aportan información relevante a niveles subespecíficos sobre cómo se distribuye la variación en el espacio geográfico, por ejemplo con relación a la existencia de barreras geográficas o clinas en algunos caracteres, o en función de adaptaciones locales como las predichas por las reglas ecogeográficas (Aldrich y James 1991, Bolívar-Leguizamón y Silveira 2015). Por ejemplo, las reglas de Gloger, Bergmann y Allen son tres de las más estudiadas y que están presentes como un patrón general en la clase aves, a pesar de que el debate sobre los procesos que las originan continua en la actualidad (Allen 1877, Ashton 2002, Bergmann 1847, Burt y Ichida 2004, Gloger 1883, Millien *et al.* 2006). Según la regla de Gloger, los individuos que viven en zonas cálidas y húmedas son más oscuros que los que habitan en zonas frías y áridas (Gloger 1883); según la regla de Bergmann, los individuos que habitan regiones frías (o a latitudes mayores) tendrán un

mayor tamaño corporal que aquellos que habitan regiones cálidas (o latitudes menores) (Bergmann 1847); y según la regla de Allen, los apéndices de los individuos que habitan en zonas frías son más pequeños en comparación de los que habitan en zonas cálidas (Allen 1877). Estos patrones de variación pueden ser estudiados a cualquier nivel taxonómico, pero se espera que tengan mayor importancia a nivel intraespecífico y entre especies cercanamente relacionadas (Ashton 2002, Millien *et al.* 2006).

El género *Sporophila*

El género *Sporophila* (Cabanis, 1844) se encuentra entre los passeriformes de nueve plumas primarias, uno de los grupos de aves conocido por su rápida diversificación, lo que ha complicado el generar propuestas taxonómicas estables (Campagna *et al.* 2010, Lijtmaer *et al.* 2004, Mason y Burns 2013). Se distribuye en las tierras bajas de la región Neotropical, desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de Argentina (de Schauensee 1952) y es muy diverso pues incluye de 33 (Gill y Donsker 2017) a 40 especies (American Ornithologists' Union 1998, Chesser *et al.* 2015, Mason y Burns 2013) dependiendo de la fuente. Y se les conoce con el nombre común de semilleros o capuchinos en el caso de algunas especies suramericanas de coloración ocre (Campagna *et al.* 2010, Rising y Jaramillo 2011).

Las aves de este género son de pequeño tamaño, con un dimorfismo sexual muy marcado. Se alimentan de semillas, principalmente de pastos y prefieren las áreas abiertas; suelen forrajear juntas en parvadas mixtas donde sus áreas de distribución coinciden y mientras no se encuentran en estado reproductivo (Ridgely y Tudor 1989, de Schauensee 1952). Algunas de las especies son muy comunes, mientras que otras son más bien raras, como *S. palustris*, *S. cinnamomea*, *S. melanogaster* y *S. nigrorufa*, que han sido observados solo en unas pocas localidades y *S. frontalis*, y *S. falcirostris*, que están especializadas en alimentarse de semillas de bambú (Areta *et al.* 2013, Rising y Jaramillo 2011, de Schauensee 1952). Las principales amenazas que sufren son la reducción de su hábitat y su captura como aves de ornato debido a su elaborado canto; y aunque muchas de las especies han disminuido sus poblaciones debido a la pérdida de los pastos y bosques nativos en favor de plantaciones o pastos para la ganadería, algunas otras se han visto beneficiadas por esta nueva fuente de alimentación, por ejemplo: *S. torqueola*, *S. ardesiaca*, *S. caerulescens*, *S. corvina*, *S. murallae*, *S. nigricollis*, *S. peruviana*, *S. simplex*, *S. telasco*, *S. obscurus*, *S. angolensis* y *S. funereus* (BirdLife International 2016a, Rising y Jaramillo 2011).

Se han realizado numerosos esfuerzos por estudiar la biología de este género (e.g., Areta 2009, Areta *et al.* 2013, Areta y Cockle 2012, Benites *et al.* 2010, Cockle y Areta 2013, Moreno-Palacios *et al.* 2013, Vizentin-Bugoni *et al.* 2013) y varias revisiones de sobre su clasificación y relaciones filogenéticas, algunas basadas únicamente en caracteres morfológicos (Ouellet 1992, de Schauensee 1952) y otras usando caracteres moleculares (Areta 2010, Lijtmaer *et al.* 2004,

Mason y Burns 2013). Sin embargo, no se ha podido llegar a un consenso sobre estas relaciones debido a la gran diversidad de formas y patrones de coloración de este género (Lijtmaer *et al.* 2004), que se originaron en un proceso de diversificación solo equiparable al que se llevó a cabo en especies de islas, como los pinzones de Darwin (Burns *et al.* 2014).

Los estudios más recientes señalan principalmente esta gran diversidad genética y fenotípica. Se han reportado nuevos patrones de coloración para especies conocidas, por ejemplo, se observó coloración juvenil en machos por posible pedomorfosis en *S. palustris* y *S. ruficollis* (Areta 2009) y casos de eritrocromatismo en *S. corvina* (Hosner y Lebbin 2006, Olson 1966). También se han observado ejemplares que indudablemente pertenecen *S. melanogaster* (Repenning *et al.* 2010) y a *S. ruficollis* (Areta *et al.* 2011), pero con un patrón de coloración modificado que los hace parecer híbridos con otras especies de *Sporophila*. Por otro lado, se ha demostrado que formas consideradas especies, son solo variaciones locales; por ejemplo, *S. insularis* (Stiles 1996), *S. zelichi* (Areta 2008), *S. insulata* (Stiles 2004) y *S. melanops* (Areta *et al.* 2016, Ouellet 1992), y que las especies previamente consideradas en los géneros *Oryzoborus* y *Dolospingus*, deberían incluirse dentro de *Sporophila* pues presentan características anatómicas similares (Clark 1986, Olson 1981, Sick 1963, Webster y Webster 1999) y forman un grupo monofilético en los análisis filogenéticos posteriores (Burns *et al.* 2014, Lijtmaer *et al.* 2004, Mason y Burns 2013, Robbins *et al.* 2005, Sato *et al.* 2001).

Aunque la variación en los patrones de coloración en los machos de *Sporophila* es ampliamente reconocida y tradicionalmente se ha considerado que prácticamente no hay diferencias entre las hembras, recientemente se ha demostrado que existen diferencias en el sistema visual de las aves (Benites *et al.* 2010), por lo que se vuelve deseable el desarrollo de nuevos estudios usando espectrofotometría para explorar este aspecto en la coloración de las especies de *Sporophila*.

Al realizar una revisión de los trabajos basados en datos moleculares, llama la atención que la rápida y reciente diversificación del género, que tenga tanta diversidad de especies y formas y, que abarque una distribución tan amplia, son obstáculos que hacen complicado y costoso incluir una muestra representativa de individuos cada especie, por lo que se suelen incluir solo algunas especies suramericanas (Areta 2010, Lijtmaer *et al.* 2004, Mason y Burns 2013). Otro inconveniente es la posibilidad de que los límites entre las especies no se encuentren bien definidos, pues algunas presentan una amplia variación intraespecífica y existe más de un complejo de especies dentro del género (Lijtmaer *et al.* 2004, Machado y Silveira 2011, Mason y Burns 2013). Dado que toda esta diversificación dificulta la identificación de las relaciones entre las especies de este género, aún se requieren estudios sobre su variación genética, vocal y morfológica a niveles inter e intra-específicos (Areta 2010, Mason y Burns 2013, Ouellet 1992, Stiles 1996).

Un buen ejemplo es el caso de los capuchinos del sur, nombre con el que se conoce a un complejo de 9 especies caracterizadas por su coloración castaña en el pecho y vientre. Se les encuentra con cierto grado simpatría en la zona de vegetación abierta al norte Argentina y sur de Brasil. Durante años se ha intentado resolver las relaciones filogenéticas dentro de este complejo, sin éxito. Sin embargo, la ausencia de una clara diferenciación genética y las características observadas en los marcadores ha sido interpretada como consecuencia de una rápida y reciente especiación y posterior hibridación, siendo entonces la selección sexual la principal fuerza evolutiva. El origen de este patrón puede deberse a que los capuchinos se originaron en un evento de radiación muy reciente influenciado por las introgresiones marinas y los cambios climáticos en Sudamérica durante el Pleistoceno, que terminaron por favorecer múltiples eventos de aislamiento y posterior reencuentro e hibridación (Benites *et al.* 2014; Campagna *et al.* 2010, 2012, 2013, 2015; Lijtmaer *et al.* 2004, Machado y Silveira 2011). También es destacable la confirmación por datos moleculares que *Oryzoborus*, *Dolospingus* y *Sporophila* forman un mismo clado y los primeros dos géneros deben ser incluidos en *Sporophila* (Burns *et al.* 2014, Lijtmaer *et al.* 2004, Mason y Burns 2013).

***Sporophila torqueola* como modelo**

La especie de *Sporophila* más común y más ampliamente distribuida en México es *Sporophila torqueola*. Es la especie más norteña del género, se distribuye en las tierras bajas de Mesoamérica desde el sur de Texas hasta Panamá y debido a esto solo ha sido incluida en muy pocas revisiones del género (Mason y Burns 2013, Ouellet 1992, de Schauensee 1952).

Es una especie sedentaria que habita en zonas abiertas con árboles o arbustos dispersos ya sean pastizales naturales, humedales de pastos altos, arbustos de playa o sabanas, pero también es común observarla en pastizales ganaderos, bordes de carreteras y campos cultivados, especialmente los de sorgo y arroz (Adel *et al.* 2010, Howell y Webb 1995, Skutch 1954). Evita las zonas de vegetación secundaria si han sido invadidos por vegetación arbórea y también los bosques (Skutch 1954). Se alimenta principalmente de semillas y complementa su dieta con algunas bayas e insectos (Jaramillo 2011). Durante la época reproductiva se le suele observar en parejas y, fuera de este periodo, en parvadas que pueden llegar a ser de algunos cientos de individuos, a veces con otros semilleros como *S. minuta* y *S. corvina* (Howell y Webb 1995, Skutch 1954). Su reproducción comienza a entre Marzo y Abril y continua durante el verano. Se ha reportado que puede ser parasitado por *Molothrus ater* y *M. aeneus* (Jaramillo 2011). A pesar de ser una especie muy común, existe muy poca información sobre su ciclo de vida e historia natural, pues los datos que se tienen provienen casi exclusivamente de observaciones realizadas en Texas y Centroamérica (Eitniear 2012, Skutch 1954). Debido a la extensión de su área de distribución, y a que aparentemente su tamaño poblacional está

aumentando, está considerada como una especie de preocupación menor (BirdLife International 2016b) y no se encuentra protegida por las leyes mexicanas (SEMARNAT 2010).

Se suelen reconocer dos o tres grupos mayores y hasta cinco subespecies (Gill y Donsker 2017, Howell y Webb 1995, Miller *et al.* 1957, de Schauensee 1952). En el presente trabajo se manejan tres grupos reconocibles por el plumaje de los machos (Howell y Webb 1995, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004) (Fig. 1). El grupo *torqueola* se localiza en la vertiente del Pacífico, desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca. Se caracteriza por una coloración negra en la cabeza formando una capucha, en el dorso, en las alas, en la cola y un collar igualmente negro en la parte superior del pecho. El pecho, el abdomen y la rabadilla son de color canela, mientras que la garganta y el cuello, salvo por la nuca, son de color blanco. No presenta barras alares (Howell y Webb 1995, Ridgway 1901). El grupo *morelleti* se encuentra en la vertiente del golfo desde el sur de Tamaulipas hasta el norte de Panamá y en la vertiente del Pacífico desde el Soconusco en Chiapas hasta El Salvador. Los machos presentan una coloración negro y blanco contrastante, siendo negro la cabeza, el dorso, las alas, la cola y la banda superior del pecho; el cuello es blanco o blancuzco, salvo la nuca, el pecho, el vientre y la rabadilla. Además, presenta barras alares blancas y en la mayoría de los individuos los bordes y las puntas de las plumas secundarias y terciarias pueden ser también blancos o blancuzco. La extensión del collar negro del pecho, los bordes blancos de las plumas y de la capucha de la cabeza es muy variable dentro de este grupo (Howell y Webb 1995, Ridgway 1901). Finalmente, el grupo *sharpei* se distribuye en el extremo noreste de México y en el valle del río Bravo (Texas, Tamaulipas y Nuevo León), la coloración es similar a la de un individuo inmaduro de *morelleti*, con la capucha y el dorso color olivo salpicado de plumas negras. El collar negro del pecho suele ser incompleto, restringido a los costados del ave o formado un patrón parchado (Howell y Webb 1995, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004).

Además de los grupos anteriormente mencionados, se reconocen otras dos subespecies con variaciones menores (Eitniear 2012, Jaramillo 2011, Miller *et al.* 1957): *S. t. atriceps*, es similar y está incluida en el grupo *torqueola*, pero se le puede distinguir por una coloración más clara; es decir, gris plumizo en lugar de negro y un canela lavado en vez de canela intenso. *Sporophila t. mutanda* es parte del grupo *morelleti* y se le distingue porque algunos individuos pueden tener la garganta parcialmente negra y el collar del pecho más extendido. Las hembras de todos los grupos son muy similares y prácticamente indistinguibles, con excepción de las del grupo *torqueola*, que carecen de barras alares (Howell y Webb 1995). Como se puede observar, la distribución de los grupos mayores y las subespecies, está aparentemente restringida a áreas que corresponden en lo general a las provincias biogeográficas de México (Morrone 2005) y están divididas por barreras geográficas como cadenas montañosas (Binford 1989).

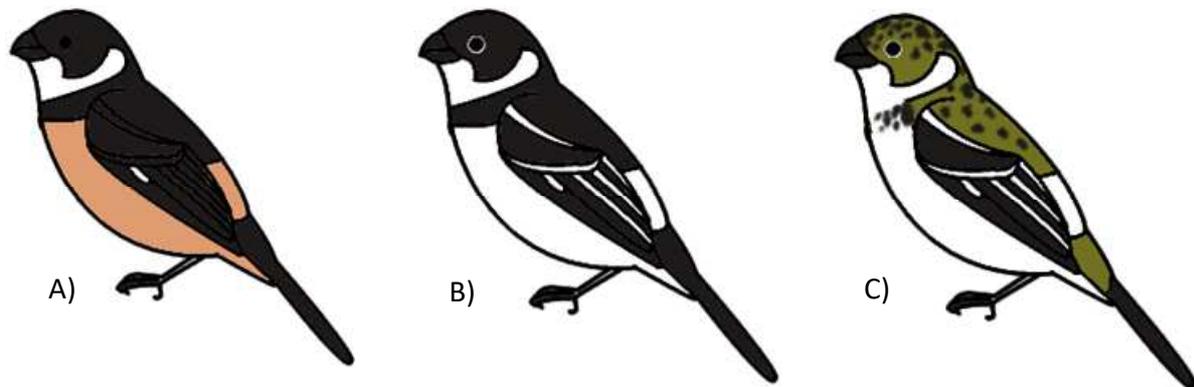


Figura 1. Representación simplificada de los principales grupos reconocibles por plumaje en *S. torqueola*. A) Grupo *torqueola*, B) Grupo *morelleti*, C) Grupo *sharpei*.

Debido a que *S. torqueola* es una especie residente y tiene un área de distribución extensa, es susceptible de adquirir diferencias entre sus poblaciones por eventos de aislamiento reproductivo parcial o total. Se ha reportado que posee una amplia variación fenotípica (Eitniear 2012, Howell y Webb 1995, Martínez-Meyer *et al.* 2004), por lo que podría tratarse de un complejo de especies que esté replicando a una escala menor los procesos de diversificación que se han producido en el resto del género tal y como se ha observado en otros complejos como el del semillero variable (*S. corvina*, *S. intermedia*, *S. americana* y *S. murallae*) y el de los capuchinos del sur (*S. hypoxantha*, *S. ruficollis*, *S. palustris*, *S. hypochroma*, *S. cinnamomea*, *S. melanogaster*, *S. nigrorufa*, *S. bouvreuil*, y *S. pileata*). De hecho algunos autores han tratado con anterioridad a los grupos *torqueola* y *morelleti* como dos especies separadas (Binford 1989, Ridgway 1901, Stotz *et al.* 1996); también se ha propuesto realizar estudios que profundicen en discernir los patrones de variación y diversificación dentro de este complejo (Eitniear 2012, Mason y Burns 2013, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004).

Dado que se distribuye en casi toda la región, que el grupo *torqueola* en el oeste de México es alopatrico respecto a los otros dos, que existe una amplia variación y a que es posible obtener un muestreo abundante y representativo; *S. torqueola* resulta un excelente modelo para estudiar los patrones de diversificación de las especies de tierras bajas de Mesoamérica.

Objetivos

General:

Describir los patrones de variación geográfica en la morfología de *Sporophila torqueola*.

Particulares:

Analizar la variación geográfica de los caracteres morfométricos de *S. torqueola*

Analizar la variación geográfica de los patrones de coloración de *S. torqueola*

Discutir las implicaciones taxonómicas y de conservación de esta variación.

Métodos

Toma de datos y análisis preliminares

Todos los datos fueron obtenidos a partir de ejemplares conservados en colecciones ornitológicas nacionales e internacionales. Para determinar cuáles de estas colecciones tenían una mejor representación complementaria de *S. torqueola*, se consultaron bases de datos en línea (GBIF 2013, UNIBIO 2013, VertNet 2013) y finalmente se optó por visitar tres colecciones de museos del centro de México y tres de la costa este de Estados Unidos (Ver agradecimientos). Además se realizaron dos salidas de campo para coleccionar ejemplares que llenaran vacíos de muestreo a lo largo de la distribución de *S. torqueola*. La primera se realizó en abril de 2014 en los alrededores de la Estación de Biología Chamela de la UNAM, en la costa de Jalisco; mientras que la segunda se llevó a cabo en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua, en la costa de Oaxaca, en julio de 2014. Todas las pruebas y análisis estadísticos se realizaron utilizando el software R v3.2.3. (R Core Team 2016).

Para obtener los datos morfológicos, se usó un vernier digital marca Mitutoyo modelo CD-6'' con una precisión de 0.01 mm (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza 2013, Rojas-Soto 2003, Zink *et al.* 1994) y para reducir errores, todas las medidas fueron tomadas por la misma persona (AOV). Se midieron nueve caracteres morfológicos que se enlistan a continuación: largo del culmen medido de la punta del pico al inicio de los nostrilos (Culm), largo del gonis (Goni), profundidad del pico (Prof), ancho del pico (Anch), el largo del tarso izquierdo (Tars), longitud del hálux de la pata izquierda medida del extremo superior de su nacimiento a la punta (Halu), longitud de la rectriz central (ReCe), longitud de la rectriz externa (ReEx), la cuerda en el ala izquierda (Cuer) (Peterson y Rice 2004, Rojas-Soto 2003) (Fig. 2). Además, cada medida fue tomada tres veces para los primeros 200 ejemplares y se realizó un análisis de correlación de Spearman entre cada uno de los tres juegos de medidas. Dado que en dicha prueba se obtuvo un valor de correlación muy alto ($r_{\text{promedio}} = 0.93$), el resto de los ejemplares fueron medidos sólo una vez.

Sólo se eligieron aquellos ejemplares que tuvieran suficiente información sobre su localidad para ser asignados a alguna unidad geográfica, que tuvieran el juego completo de las nueve medidas morfométricas y, para reducir el efecto de la variación por edad, aquellos de los que se tuviera la certeza de que fueran adultos (Bolívar-Leguizamón y Silveira 2015). Para determinar la edad de los individuos se usó la información sobre el desarrollo de las gónadas y la osificación del cráneo, así como las características del plumaje (Rojas-Soto 2003). Para determinar si la información que aporta cada variable es redundante con alguna otra, se utilizó una prueba de correlación de Spearman para cada par de variables y se decidió utilizar solo una (la menos

correlacionada con el resto) de aquellas parejas o grupos de variables con una correlación mayor a 0.8 (Montaño-Rendón *et al.* 2015).

Se consideraron también cinco patrones de coloración claramente distinguibles: la presencia o ausencia de un anillo ocular de plumas blancas; la presencia o ausencia de barras alares; presencia o ausencia de líneas longitudinales blancas en las rémiges secundarias y terciarias, presencia o ausencia de un espéculo blanco en la base de las plumas primarias interiores, y el porcentaje relativo que ocupa la banda negra ubicada en la parte superior del pecho respecto al resto de este (Fig 3).

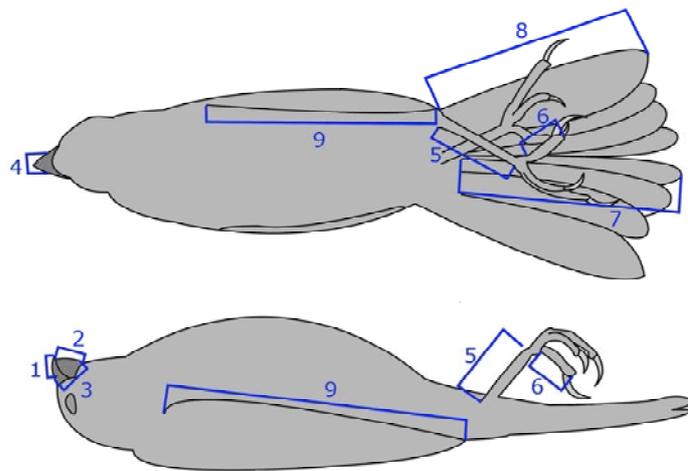


Figura 2. Caracteres morfométricos que fueron medidos. 1) Culmen, 2) Gonis, 3) Alto del Pico, 4) Ancho del Pico, 5) Tarso, 6) Hálux, 7) Rectriz Central, 8) Rectriz externa, 9) Cuerda Alar.

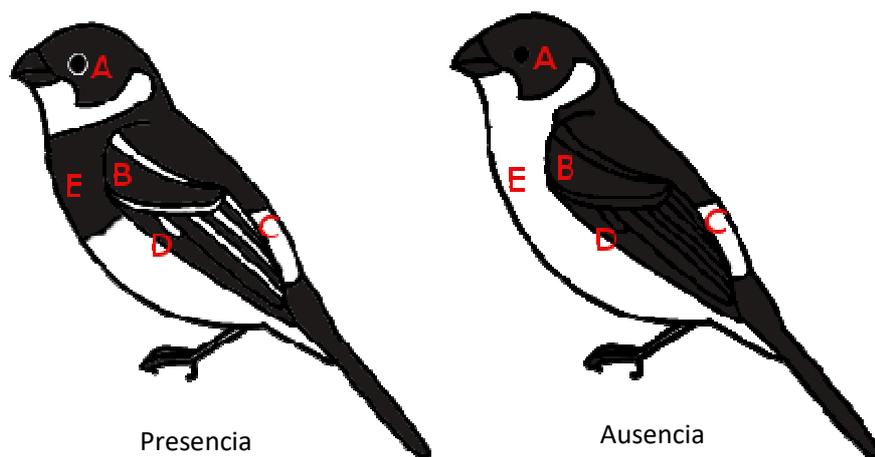


Figura 3. Patrones de coloración incluidos en los análisis. A) Anillo Ocular, B) Barras alares, C) Bordes de las secundarias y terciarias, D) Parche en la base de las primarias y E) Porcentaje de la banda del pecho

Variación debida al sexo

Para determinar si existe alguna diferencia morfológica entre los sexos, y si esta variación es mayor o menor a la debida a los grupos distinguibles por plumaje (*torqueola*, *sharpei* y *morelleti*), usando el paquete “car” de R (Fox y Weisberg 2011), se realizó una prueba de ANOVA de dos vías tipo II, usando las medidas morfométricas como variable de respuesta y el sexo y los grupos como factores de agrupación (Conklin *et al.* 2011, Navarro-Sigüenza *et al.* 2001, Peterson y Rice 2004, Rojas-Soto 2003). Para averiguar qué variables son las que difieren entre sexos, se realizó una prueba de t_{student} por variable. Para determinar si las frecuencias observadas en los patrones de coloración están relacionadas con el sexo, se realizó una prueba de independencia de chi-cuadrada para cada variable tomada.

Variación geográfica

Para analizar la variación de *S. torqueola* se organizaron a los individuos en varias Unidades Geográficas Operacionales, OGUs (Navarro-Sigüenza *et al.* 2001, Rojas-Soto 2003). Para crear dichas agrupaciones, se utilizaron las localidades de origen de los ejemplares adyacentes, procurando que la zona que abarcan fuera menor a la que corresponde a las subespecies descritas de *S. torqueola*. Para establecer los límites de cada agrupación se utilizó la presencia de posibles barreras geográficas, así como los límites aproximados de las 19 provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2005) y 50 las ecorregiones terrestres de World Wildlife Fund, que se encuentran en la zona (Olson *et al.* 2001).

Se generaron un total de 23 OGUs, las cuales se numeraron y codificaron según la siguiente tabla (Tabla 1, Fig. 4).

Tabla 1. Número de ejemplares medidos por Unidad Geográfica

| No | Código | Lugar | Ejemplares |
|-----------|---------------|-----------------------------------|-------------------|
| 1 | Sin | Sinaloa | 16 |
| 2 | Vol | Faja Volcánica Transmexicana | 50 |
| 3 | Jal | Jalisco y Michoacán | 43 |
| 4 | Bal | Depresión del Balsas | 66 |
| 5 | Gue | Costa de Guerrero | 10 |
| 6 | Vall | Valles centrales de Oaxaca | 2 |
| 7 | Oax | Costa de Oaxaca | 6 |
| 8 | Tex | Texas, valle del río Bravo | 18 |
| 9 | Brav | Curso bajo del río Bravo | 46 |
| 10 | NvLn | Norte de Nuevo León y Tamaulipas | 17 |
| 11 | SMO | Norte de la Sierra Madre Oriental | 9 |
| 12 | Panu | Desembocadura del río Pánuco | 29 |
| 13 | NVer | Norte de Veracruz | 10 |
| 14 | Zon | Sierra de Zongolica | 18 |
| 15 | Tux | Sierra de los Tuxtlas | 65 |
| 16 | SiOax | Sierra norte de Oaxaca | 7 |
| 17 | Tab | Tabasco y Chiapas | 31 |
| 18 | Chis | Norte de Chiapas | 20 |
| 19 | NYuc | Norte de Yucatán | 17 |
| 20 | Yuc | Península de Yucatán | 24 |
| 21 | Soc | Región del Soconusco | 37 |
| 22 | Hon | Honduras | 29 |
| 23 | Gua | Guatemala y El Salvador | 31 |
| 24 | Nic | Oeste de Nicaragua | 5 |
| 25 | SCos | Pacífico Costa Rica | 25 |
| 26 | NCos | Norte de Costa Rica | 32 |

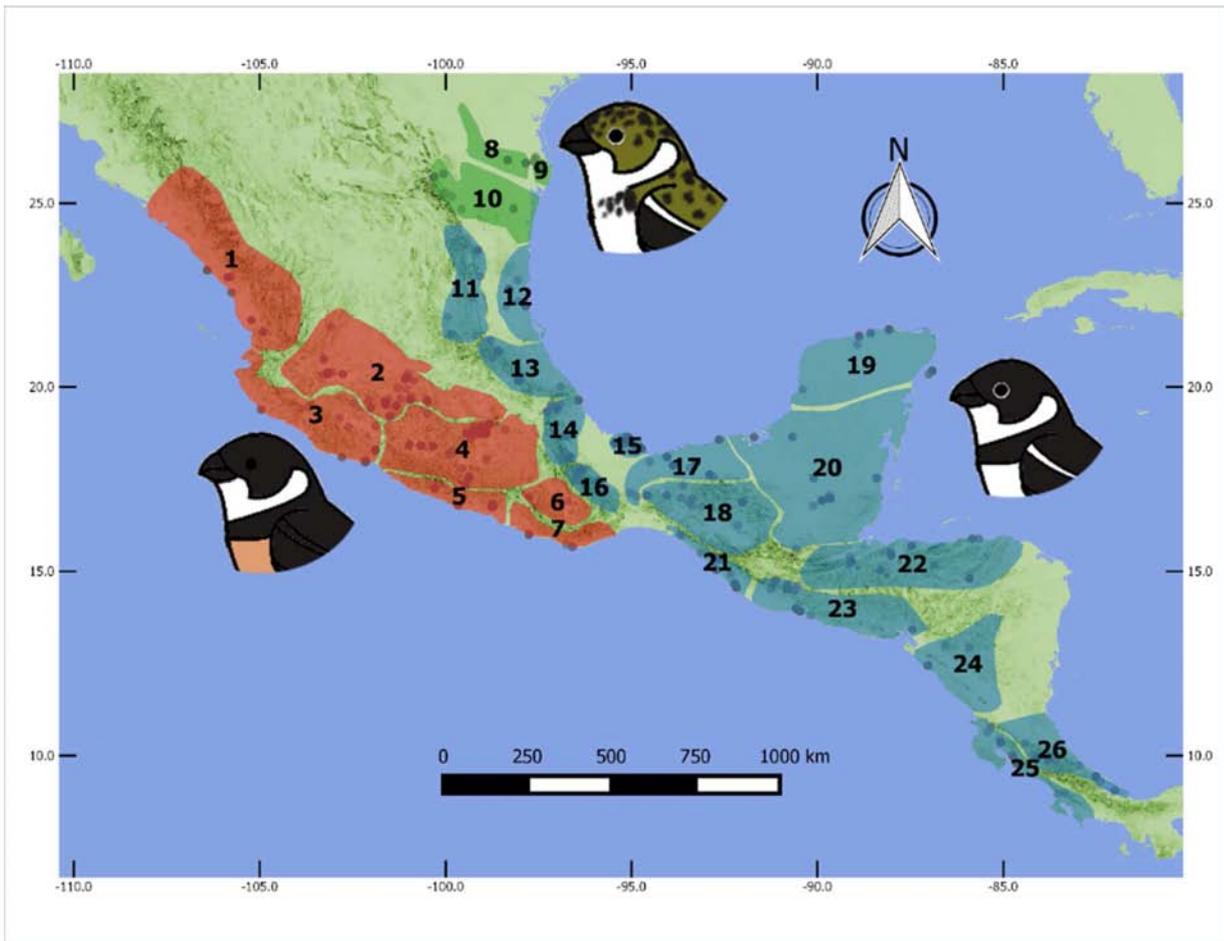


Figura 4. Mapa con la ubicación de las localidades de origen de los ejemplares y las Unidades Geográficas Operacionales (OGUs) utilizadas en los análisis posteriores. Se resalta con color su pertenencia a los grupos propuestos. Grupo *torqueola* en rojo; grupo *sharpei* en verde y grupo *morelleti* en azul.

Para visualizar la estructura con que se organizan las OGUs en el espacio definido por las variables morfológicas, se realizaron dos tipos de análisis multivariados, un dendrograma de disimilitud y un análisis de componentes principales (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza 2013, Rojas-Soto 2003, Zink *et al.* 1994). Este tipo de análisis tienen la ventaja de incluir de forma simultánea la información de todas las variables y colapsarla en gráficos bidimensionales más sencillos de explorar, mediante el uso de índices de disimilitud en el primer caso, y de las relaciones lineales entre las variables, en el segundo. Para realizar éstas pruebas se usó una matriz de datos con los valores promedio de cada variable por unidad geográfica (Peterson y Rice 2004, Rojas-Soto 2003, Stiles 2009, Zink *et al.* 1994).

Para obtener los dendrogramas, primero se generó una matriz de disimilitud de Bray&Curtis y luego se realizó un análisis de agrupación por el método de ligamiento promedio. Se usó el valor promedio de las distancias entre los pares de Unidades Geográficas como método para establecer una línea de corte y definir las agrupaciones mayores. El análisis de componentes principales se realizó utilizando una matriz de correlación entre variables y se graficó el resultado en un espacio bidimensional definido por los dos primeros componentes obtenidos. Para estos análisis se utilizó el paquete “vegan” de R (Oksanen *et al.* 2016) y la función `ordiellipse{vegan}` para dibujar elipses con un intervalo de confianza de 0.95 alrededor de las OGU correspondientes a los tres grupos propuestos.

Para determinar si existen diferencias entre las agrupaciones basadas en los métodos anteriores, se realizaron dos pruebas de ANOVA usando las nuevas coordenadas en el componente principal 1 y 2 como variables de respuesta y los tres grupos propuestos como factor de agrupación. Para poner a prueba las agrupaciones, se realizó un análisis canónico discriminante utilizando el paquete “MASS” de R (Venables y Ripley 2002). Se realizó una prueba de validación cruzada aleatoria con 1 000 iteraciones para estimar el error de predicción promedio de la función discriminante.

Para explorar la congruencia de los patrones de coloración con estos resultados, se realizaron pruebas de independencia de chi-cuadrada entre las variables de coloración y las OGU. Debido a la diferenciación sexual, se utilizaron los cinco patrones de los ejemplares macho, pero solo la presencia/ausencia de barras alares en las hembras.

Variación clinal

Para visualizar la posible existencia de variación clinal, se realizaron gráficos de caja y bigotes de cada unidad geográfica, ordenadas de mayor a menor latitud. Para averiguar si esta variación se recuperaba en un espacio multidimensional, se realizó una regresión lineal múltiple usando como variables explicativas la longitud y latitud promedio de cada Unidad Geográfica (centroide) y como variable de respuesta el primer componente principal. Se repitió el mismo procedimiento para el segundo componente y se visualizaron las relaciones en gráficos de dispersión.

Resultados

Análisis preliminares

La consulta de la base de datos de GBIF (GBIF 2013, UNIBIO 2013, VertNet 2013) permitió conocer que existen aproximadamente 2,400 ejemplares de *S. torqueola* resguardados en las principales colecciones del mundo. La visita a algunas de estas colecciones permitió conseguir un muestreo representativo de ejemplares medidos. En total se obtuvo la información completa de 663 individuos de los cuales 280 son hembras (42%) y 383 son machos (58%).

La prueba de Shapiro-Wilk permitió reconocer que prácticamente todas las variables tienen un comportamiento similar al de una distribución normal, por lo que se decidió continuar el análisis de los datos usando pruebas paramétricas. Sólo las medidas del ancho del pico y el tarso, se desviaron levemente ($0.05 > \text{valor } p > 0.01$) del valor de confianza para la hipótesis nula de normalidad en dichas variables. El análisis de correlación entre variables mostró una correlación alta ($r=0.836$, $p<0.01$) entre la medida de la rectriz central y la de la externa. Se decidió eliminar esta última, dado que presenta una correlación con otras variables, mayor a la observada en la rectriz central. Esta correlación también puede interpretarse como la falta a modificación en la forma de la cola de *S. torqueola*, sin importar el sexo ni localidad de colecta del ejemplar.

Variación debida al sexo

Se encontraron diferencias significativas entre las medidas de los individuos de ambos sexos y entre los de los grupos de coloración (Tabla 2). La variación debida a la interacción entre ambos, aunque superior a lo esperado por el azar, es mucho menor a la debida a los factores principales y a su vez la variación debida al sexo fue menor a la debida a los grupos de coloración. Con la finalidad de eliminar la variación sexual en análisis geográficos posteriores, se decidió tratar a los individuos hembras y macho por separado. Al revisar los resultados de las pruebas de t_{student} , se encontró que la diferencia entre ambos sexos está dada por una mayor longitud de la cuerda y la rectriz central en los machos (Fig. 5).

Tabla 2. Tabla de ANOVA tipo II, usando como factores los grupos de reconocibles por plumaje (*torqueola*, *sharpei* y *morelleti*), el sexo y la interacción entre ambos.

| Fuente de variación | g.l | varianza | F | valor p |
|---------------------|-----|----------|--------|---------|
| Sexo | 1 | 1710.64 | 106.64 | <0.0001 |
| Grupos | 2 | 4256.09 | 265.34 | <0.0001 |
| Sexo:Grupos | 2 | 73.25 | 4.56 | 0.01 |
| Residuales | 657 | 16.04 | | |

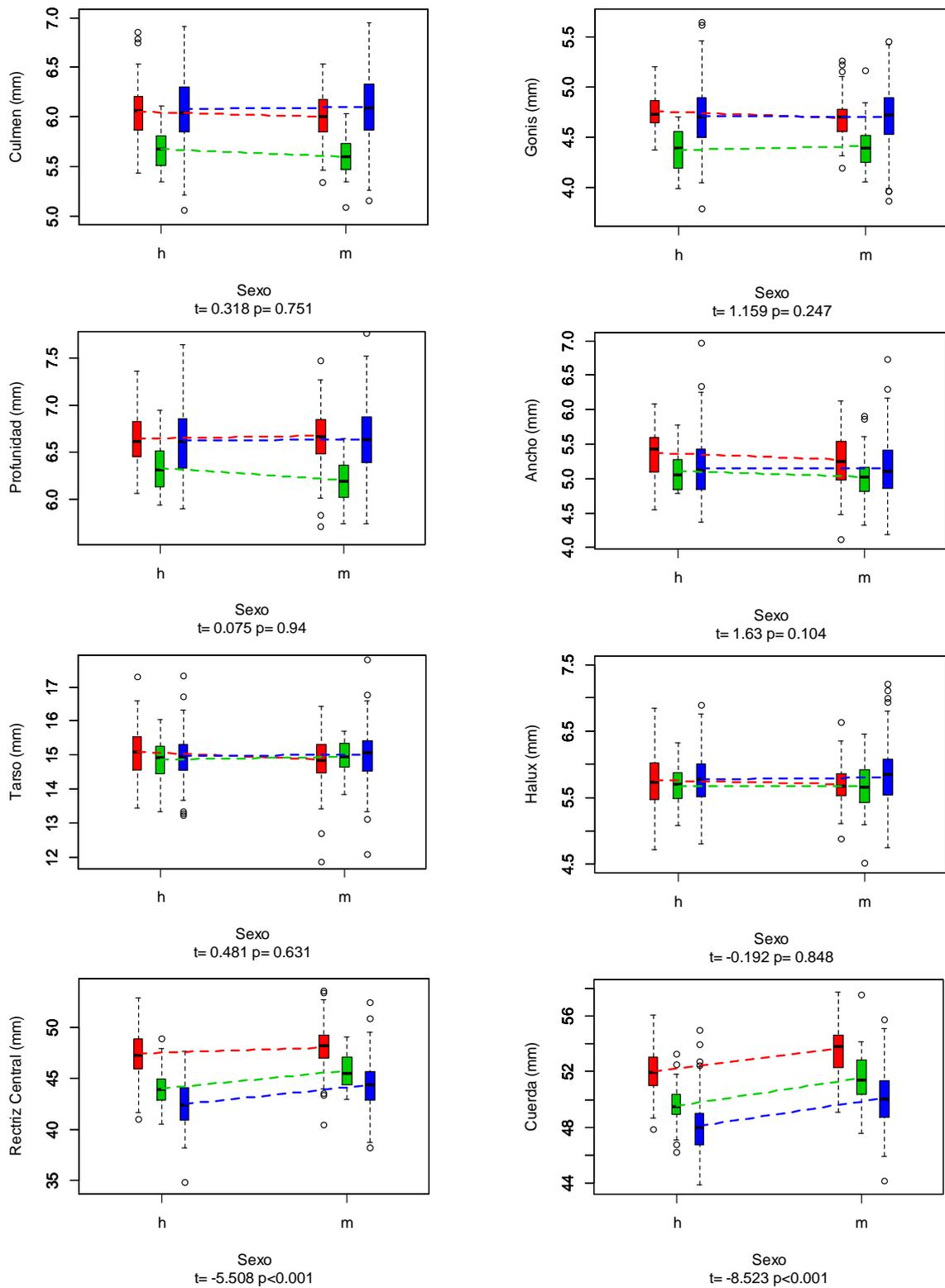


Figura 5. Variación entre la media de cada variable según el sexo y los grupos de plumaje, *torqueola* (rojo), *moreletti* (azul) y *sharpei* (verde). Se observaron diferencias significativas entre hembras (n=280) y machos (n=383) en la longitud de la rectíriz central y la cuerda alar (T_{student} , $p < 0.01$).

Las tablas de contingencia mostraron que todas las variables de coloración son dependientes del sexo, excepto las barras alares (Anillo: $X^2=290.63$, $df=1$, $p<0.01$; Barras: $X^2=1.7909$, $df=1$, $p=0.18$; Bordes: $X^2=104.39$, $df=1$, $p<0.01$; Primarias: $X^2=623.29$, $df=1$, $p<0.01$; Banda: $X^2=466.06$, $df=12$, $p<0.01$) (Fig. 6). Con el fin de obtener un mayor contraste, se optó por dividir los individuos una vez más entre machos y hembras para los demás análisis de los patrones de coloración.

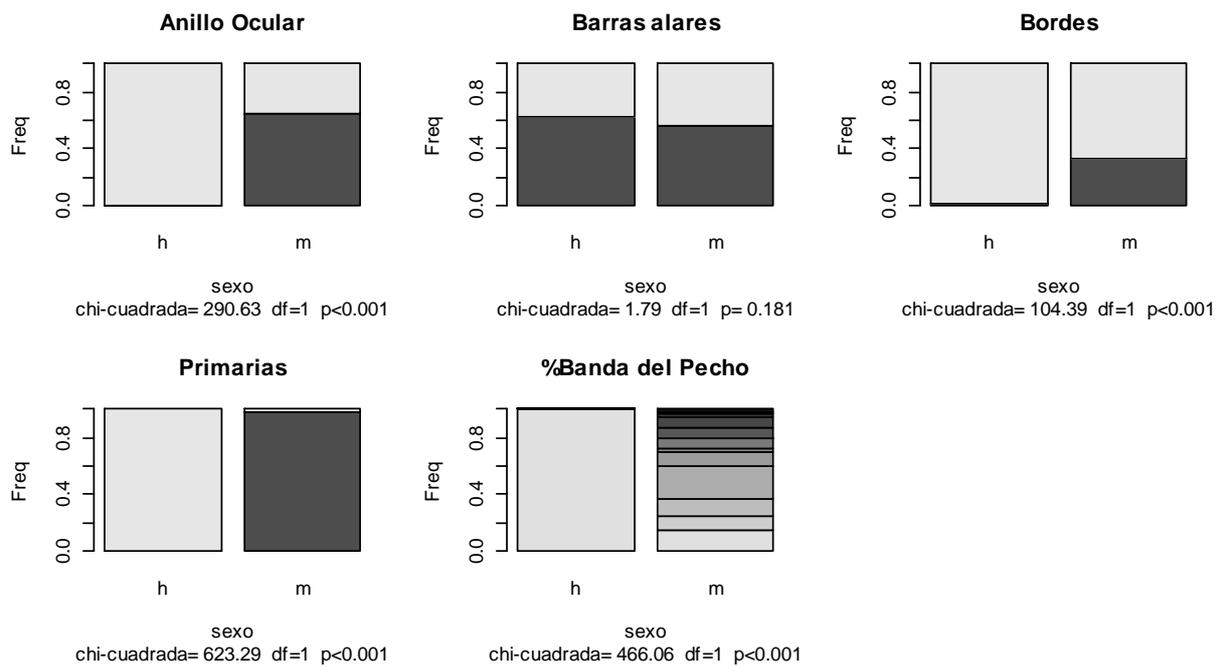


Figura 6. Frecuencia de los patrones de coloración respecto al sexo (hembras $n=280$, machos $n=383$), en color claro se representa la ausencia del patrón y en color oscuro su presencia. En el caso del porcentaje de la Banda del Pecho, el color más claro representa la ausencia total de la banda y los tonos más oscuros, porcentajes cada vez mayores de cobertura de dicha banda. Solo la presencia de barras alares mostró independencia respecto al sexo ($X^2=1.7909$, $df=1$, $p=0.18$).

Variación geográfica

Se obtuvieron dos dendrogramas de distancia, uno de los datos de las hembras y otro de los machos, ambos compuestos por dos grupos principales, según la línea de corte. El primer grupo corresponde a *torqueola* e incluye a las OGU del oeste de México, desde Sinaloa hasta Oaxaca, salvo por la unidad número cinco, de la costa de Guerrero, que en el dendrograma de los machos se agrupa junto a las del noreste de México y Texas. En el segundo grupo, el de *morelleti*, hay poca correspondencia entre la posición de las OGU en el gráfico y su ubicación geográfica, salvo por una tendencia a separar entre las Unidades del norte y el sur del Istmo de Tehuantepec. También se observa que dentro del grupo *morelleti* las OGU del noreste (ocho, nueve y diez) forman un subgrupo bien definido, el de *sharpei*, que se encuentran en la base del dendrograma para el caso de las hembras, y cercanas a las Unidades Geográficas del sur en el caso de los machos, lo cual carece de congruencia geográfica (Fig. 7).

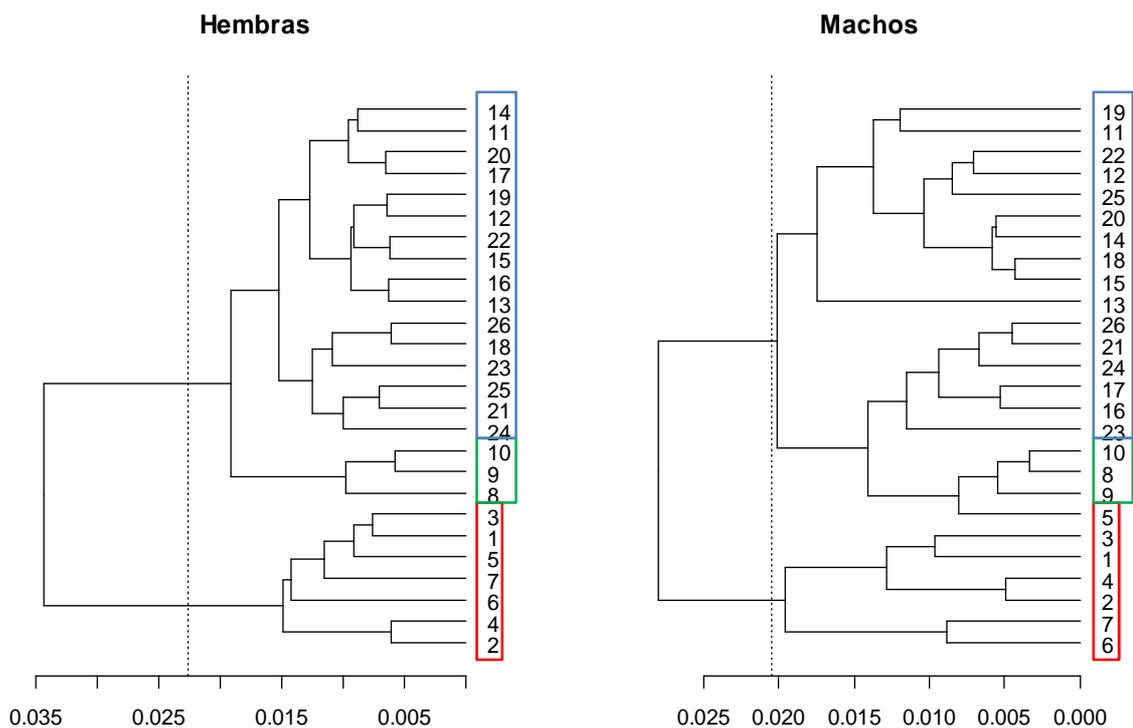


Figura 7. Dendrogramas elaborados por el método de ligamiento promedio y disimilitud de Bray&Curtis. En ambos se observa que la primera división corresponde a los grupos *torqueola* (rojo) y *morelleti* (azul); mientras que las OGU del grupo *sharpei* (verde) se mantiene juntas como un subgrupo de *morelleti*. La línea vertical punteada es usada como punto de corte e indica el promedio de las diferencias entre OGU.

El análisis de componentes principales de machos y hembras coincide en que el primer componente está más relacionado con las medidas del pico, principalmente Culmen y Gonis, mientras que el segundo está correlacionado con la longitud de la Rectriz Central y la Cuerda alar. Las variables relacionadas con el tamaño de la pata, la longitud del tarso y hálux, no fueron las más importantes en estos dos primeros componentes principales. Ambos componentes suman un 63% de la varianza de las hembras y un 71% de los machos (Tabla 3). Al graficar los dos primeros componentes se observa un patrón similar para ambos sexos, donde las OGU de la uno a la diez se encuentran separadas del resto sobre el segundo componente principal, relacionado con la longitud de la Rectriz Central y la Cuerda Alar (Tabla 3). El grupo *morelleti* se arregla de forma paralela al primer componente principal, relacionado con la longitud del Culmen y Gonis (Tabla 3). Los tres grupos se muestran separados, pero se existe una yuxtaposición en las elipses del intervalo de confianza (Fig. 8).

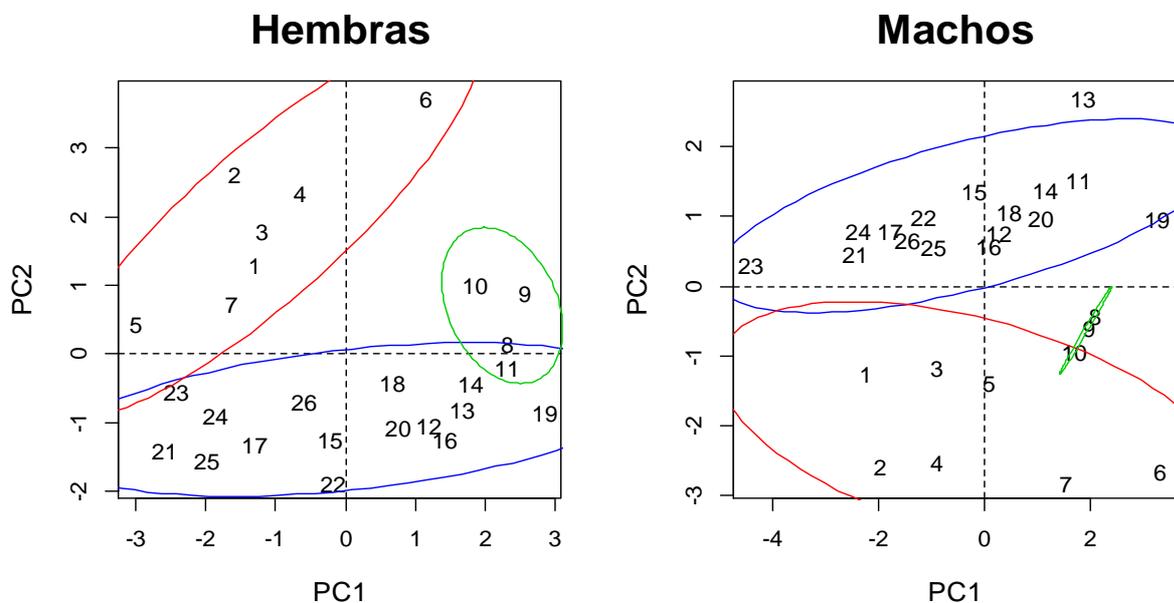


Figura 8. Valores promedio de cada unidad geográfica reescalados sobre los dos primeros componentes de un PCA. Las elipses representan intervalos de confianza de 0.95. Se muestra en color rojo el grupo *torqueola*, en verde el grupo *sharpei* y en azul el grupo *morelleti*, los puntos sólidos representan los centroides de cada uno.

Tabla 3. Correlación de cada variable con los dos primeros componentes principales y la proporción de varianza que explican cada uno. Se resaltan las variables que aportaron más variación a cada componente

| | CP 1 (Hem) | CP 2 (Hem) | CP 1 (Mach) | CP2 (Mach) |
|--------------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| Culmen | -0.5 | -0.2 | -0.47 | 0.12 |
| Gonis | -0.5 | -0.13 | -0.46 | 0.02 |
| Profundidad | -0.47 | -0.06 | -0.45 | -0.06 |
| Ancho | -0.34 | 0.22 | -0.40 | -0.07 |
| Tarso | 0.13 | 0.24 | -0.20 | 0.41 |
| Hálux | -0.28 | -0.22 | -0.34 | 0.26 |
| Rectriz Central | -0.12 | 0.64 | -0.12 | -0.63 |
| Cuerda | -0.22 | 0.61 | -0.19 | -0.58 |
| Varianza acumulada | 0.3856 | 0.6362 | 0.4519 | 0.7160 |

Con base en la literatura revisada y en estos resultados, se decidió reordenar a los individuos en dos grupos morfológicos, *morelleti* y *torqueola*, que corresponden a los divididos por la media de las distancias en el dendrograma y los divididos por el eje cero en el segundo componente principal. Dado que las OGU del grupo *sharpei* mantuvieron su cohesión en los cuatro análisis y debido a la falta de congruencia cuando por similitud morfológica fueron incluidos en diferentes posiciones dentro de los dos grupos mayores, se decidió respetar este grupo.

La prueba de ANOVA arrojó diferencias significativas entre los tres grupos morfológicos solo en el segundo componente principal, tanto en hembras ($F=40.57$, $df=2$, $p<0.01$) como en machos ($F=64.7$, $df=2$, $p<0.01$). Una prueba de diferencias significativas honestas de Tukey demostró que estas diferencias se encuentran principalmente entre los grupos *torqueola-morelleti* seguido por los grupos *sharpei-morelleti*. (Tabla 4).

Tabla 4. Diferencias significativas honestas en el componente principal 2, entre los grupos propuestos

| | Grupos | Diferencias (Tukey HSD) | valor p |
|----------------|---------|-------------------------|-----------|
| Hembras | sha-mor | 1.66 | 0.003 |
| | tor-mor | 2.82 | <0.000001 |
| | tor-sha | 1.16 | 0.063 |
| Machos | sha-mor | 1.64 | 0.0006 |
| | tor-mor | 3.04 | <0.000001 |
| | tor-sha | 1.41 | 0.007 |

Al graficar las Unidades Geográficas sobre las dos primeras funciones resultado del análisis discriminante, se observó una clara separación entre los tres grupos para las hembras, y entre el grupo *morelleti* y los otros dos en el caso de los machos (Fig. 9). La prueba de validación cruzada aleatoria arrojó un 3.8% de individuos clasificados en grupo diferente al original (error de clasificación) para el caso de las hembras y un 7.6% para los machos, lo que significa que el modelo tuvo un buen nivel de ajuste.

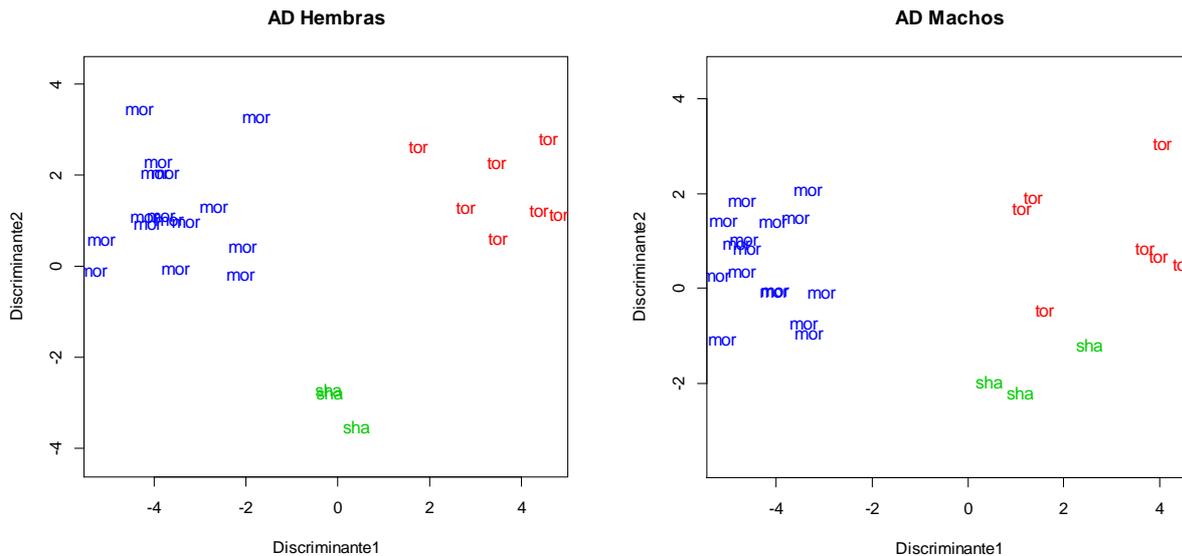


Figura 9. Análisis canónico discriminante de las OGU's usando como factor los grupos propuestos: *sharpei* (verde), *torqueola* (rojo) y *morelleti* (azul). El error discriminante fue de 3.8% para las hembras y de 7.6% para los machos.

Las tablas de contingencia de los patrones de coloración en los machos y de las barras alares de las hembras, mostraron que existe una relación (χ^2 , $p < 0.01$) entre estos y el grupo morfológico al que pertenecen, excepto en el parche en la base de las plumas primarias ($\chi^2 = 47.773$, $df = 25$, $p = 0.00397$). Claramente los individuos del grupo *torqueola* carecen de anillo ocular, bordes blancos en las plumas secundarias y terciarias y barras alares en machos y hembras. La presencia de los bordes en las remiges terciarias y secundarias fue muy variable dentro del grupo *morelleti* y no parece seguir con claridad algún patrón geográfico. Respecto al porcentaje cubierto por la banda del pecho se observa que las OGU's del grupo *sharpei* (8, 9 y 10) son las que tienen una menor área, seguidas por las del noreste de México. Si bien las OGU's del grupo *torqueola* presentan poca variación en este carácter, las del grupo *morelleti* sí tiene una muy amplia variación que parece seguir un patrón clinal norte-sur, con las aves más oscuras al sur. Las OGU's con mayor cobertura de la banda fueron las de Centroamérica, especialmente la 21 y la 23, que concuerdan con la distribución de la subespecie *S. t. mutanda* (Fig. 10).

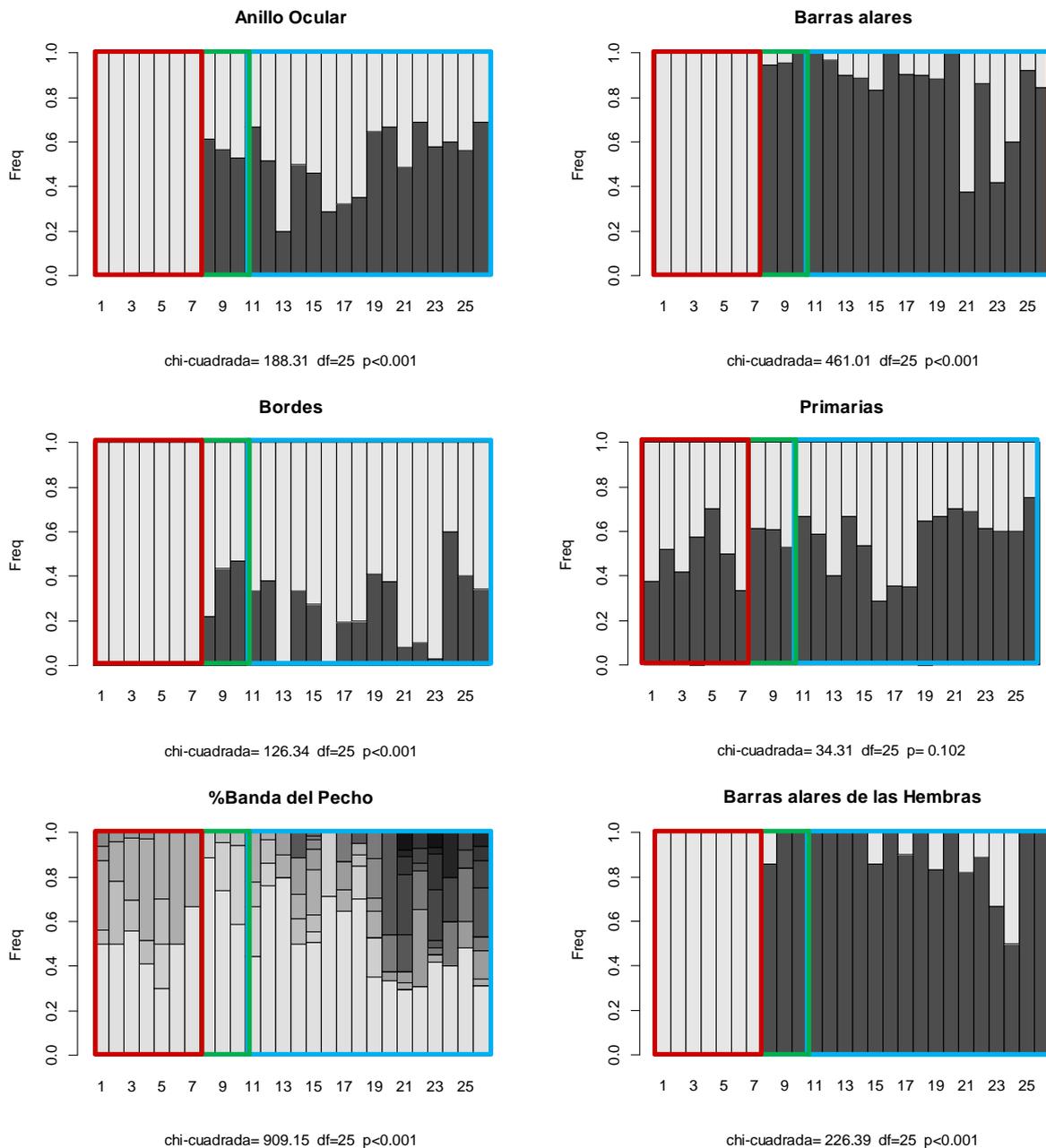


Figura 10. Frecuencia en que fue observado cada patrón de coloración de los machos respecto a las Unidades Geográficas. En color claro se representa la ausencia del patrón y en color oscuro su presencia. En el caso del porcentaje de la Banda del Pecho, el color más claro representa la ausencia total de la banda y los tonos más oscuros, porcentajes cada vez mayores de cobertura. Se incluye el único patrón con variación en las hembras. Se muestra en color rojo las OGU del grupo *torqueola*, en verde el grupo *sharpei* y en azul el grupo *morelleti*,

Variación clinal

Al graficar los valores promedio de cada variable por unidad geográfica, se puede observar una posible variación clinal en la longitud del pico (Culmen y Gonis), pero con valores de correlación bajos ($r < 0.5$). También se observa en la variable de la rectriz central y en la longitud de la cuerda una discontinuidad que es congruente con la separación entre los tres grupos morfológicos (Fig. 11). El resto de las variables no presentaron ningún patrón destacable ni están correlacionadas con la latitud.

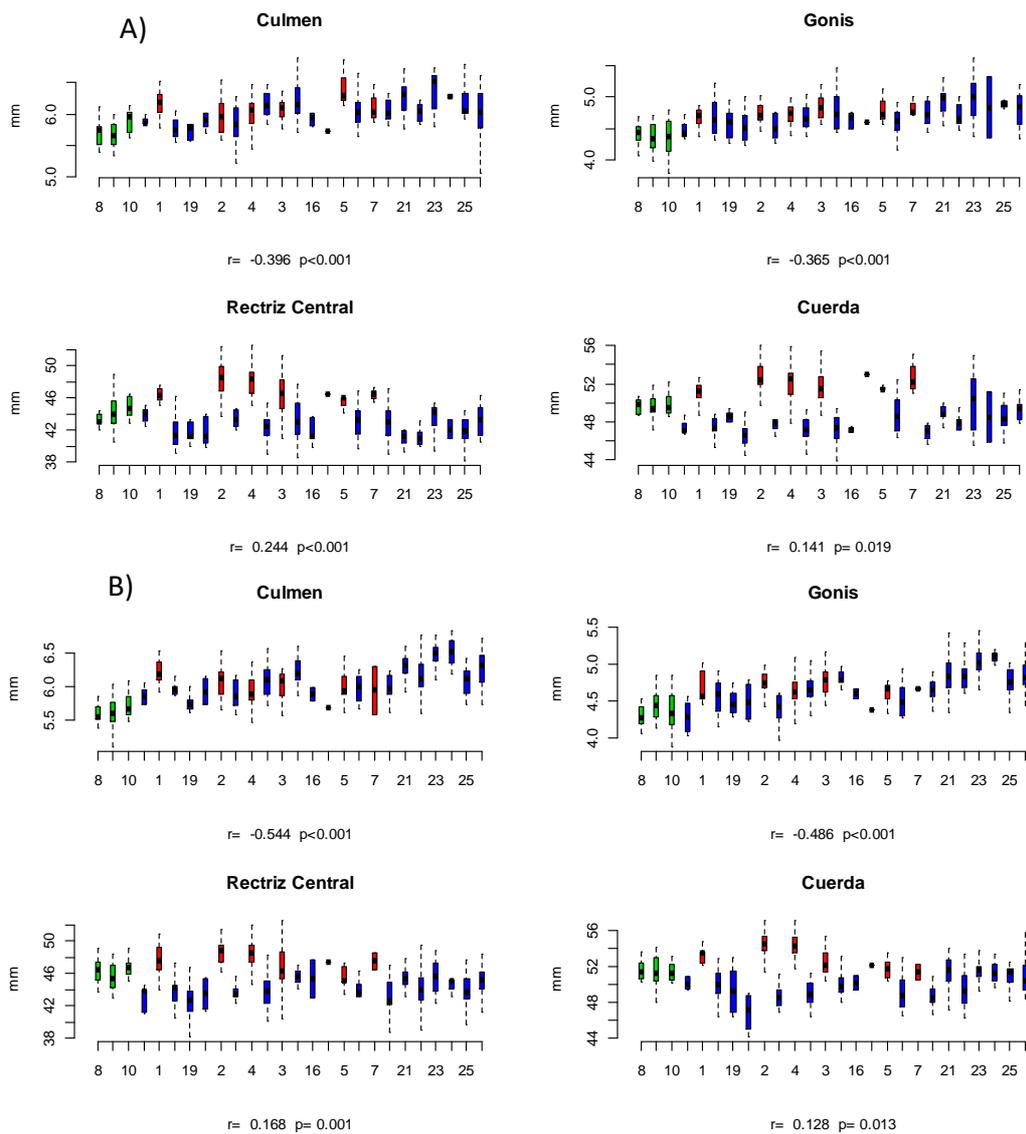


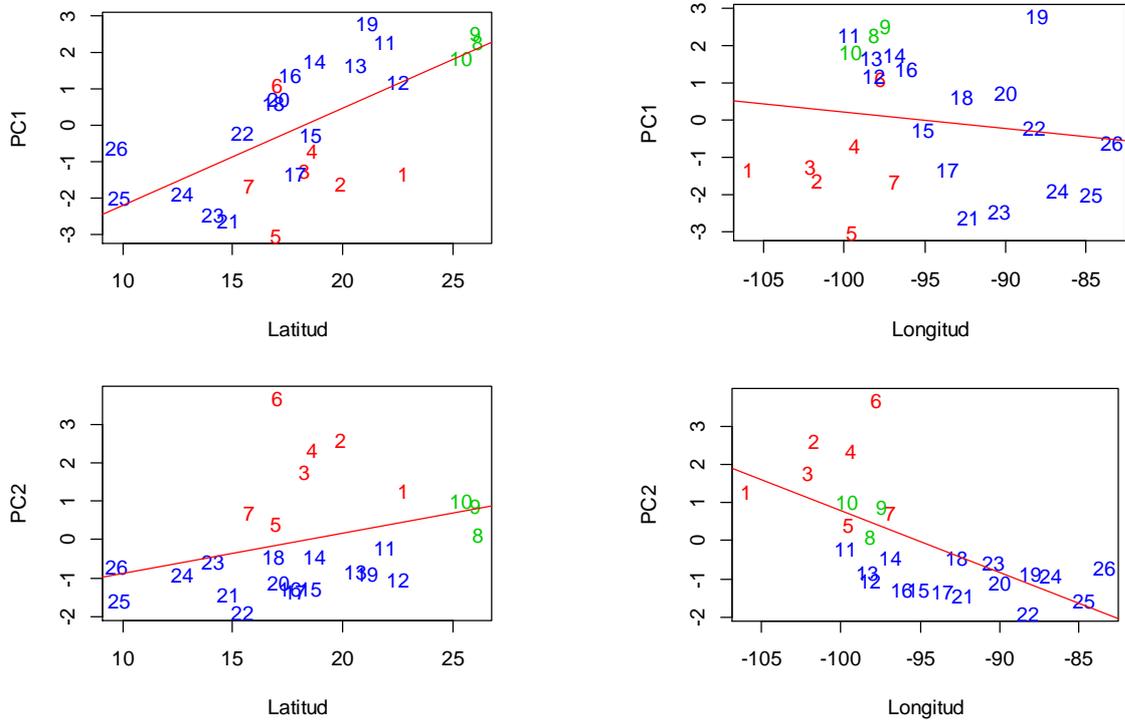
Figura 11. Gráficos de caja y bigotes por Unidad Geográfica, A) Hembras, B) Machos. Se observa la discontinuidad entre los grupos en las medidas de la rectriz central y la cuerda alar. También hay una tendencia a longitudes mayores del pico en las latitudes más sureñas, pero todos los valores de correlación son bajos ($cor < 0.5$). Se muestran en azul las OGU del grupo *morelleti*, en rojo las del grupo *torqueola*, y en verde las del grupo *sharpei*.

Al usar el resultado del PCA como una forma de analizar el comportamiento simultaneo de todas las variables en relación a la latitud y longitud, no se obtuvieron modelos con buen ajuste ($r^2 > 0.8$), ni tampoco se observó en ningún modelo una relación significativa entre las coordenadas geográficas y los dos primeros componentes principales. A pesar del bajo poder explicativo de estos modelos, se pueden recuperar algunos patrones generales en sus respectivos análisis de varianza, los cuales son: en todos los casos la interacción Longitud-Latitud, fue la variable que explicó un menor porcentaje de la varianza, lo que es más evidente en el caso de las hembras; y, en los modelos en que se usó el primer componente principal como variable explicativa, la latitud fue la variable que explicó un mayor porcentaje de la varianza, mientras que en los modelos en que se usó el segundo componente principal, la longitud fue la variable más importante (Tabla 5). Este último patrón puede observarse en los gráficos de dispersión, en los cuales las mayores pendientes en la línea de regresión se observan en los gráficos de latitud contra PC1 y longitud contra PC2 (Fig. 12). También es destacable que en los gráficos de latitud contra el PC2, se observa un acomodo de las OGU similar al del grafico PC1 contra PC2 (Fig. 8).

Tabla 5. Resultados de los modelos de regresión múltiple usando las coordenadas geográficas de cada OGU como variable explicativa y los dos primeros componentes del PCA como variable de respuesta. También se muestran los resultados de sus respectivos Análisis de Varianza

| | | | <i>Modelo lineal</i> | | <i>ANOVA del modelo</i> | | | |
|----------------|--------------------------|----------|--|----------------|-------------------------|-------------|----------|----------------|
| | | | Coefficiente (error estándar) | valor p | Varianza | g.l. | F | valor p |
| Hembras | PC1 $r^2=0.61$ | Latitud | 0.949 (0.91) | 0.31 | 33.34 | 1 | 23.60 | <0.001 |
| | | Longitud | 0.102 (0.17) | 0.56 | 15.27 | 1 | 10.8 | 0.003 |
| | | Lat:Long | 0.005 (0.009) | 0.58 | 0.4 | 1 | 0.31 | 0.585 |
| Hembras | PC2 $r^2=0.44$ | Latitud | -0.466 (0.87) | 0.6 | 5.1 | 1 | 3.88 | 0.061 |
| | | Longitud | -0.14 (0.16) | 0.41 | 17.88 | 1 | 13.61 | 0.001 |
| | | Lat:Long | -0.004 (0.009) | 0.67 | 0.24 | 1 | 0.18 | 0.669 |
| Machos | PC1 $r^2=0.37$ | Latitud | 2.018 (1.25) | 0.122 | 25.55 | 1 | 9.6 | 0.005 |
| | | Longitud | -0.185 (0.23) | 0.438 | 5.08 | 1 | 1.91 | 0.18 |
| | | Lat:Long | 0.017 (0.01) | 0.192 | 4.81 | 1 | 1.81 | 0.19 |
| Machos | PC2 $r^2=0.33$ | Latitud | 0.535 (0.99) | 0.595 | 0.57 | 1 | 0.34 | 0.56 |
| | | Longitud | 0.138 (0.18) | 0.464 | 17.46 | 1 | 10.48 | 0.003 |
| | | Lat:Long | 0.004 (0.01) | 0.703 | 0.24 | 1 | 0.14 | 0.7 |

Hembras



Machos

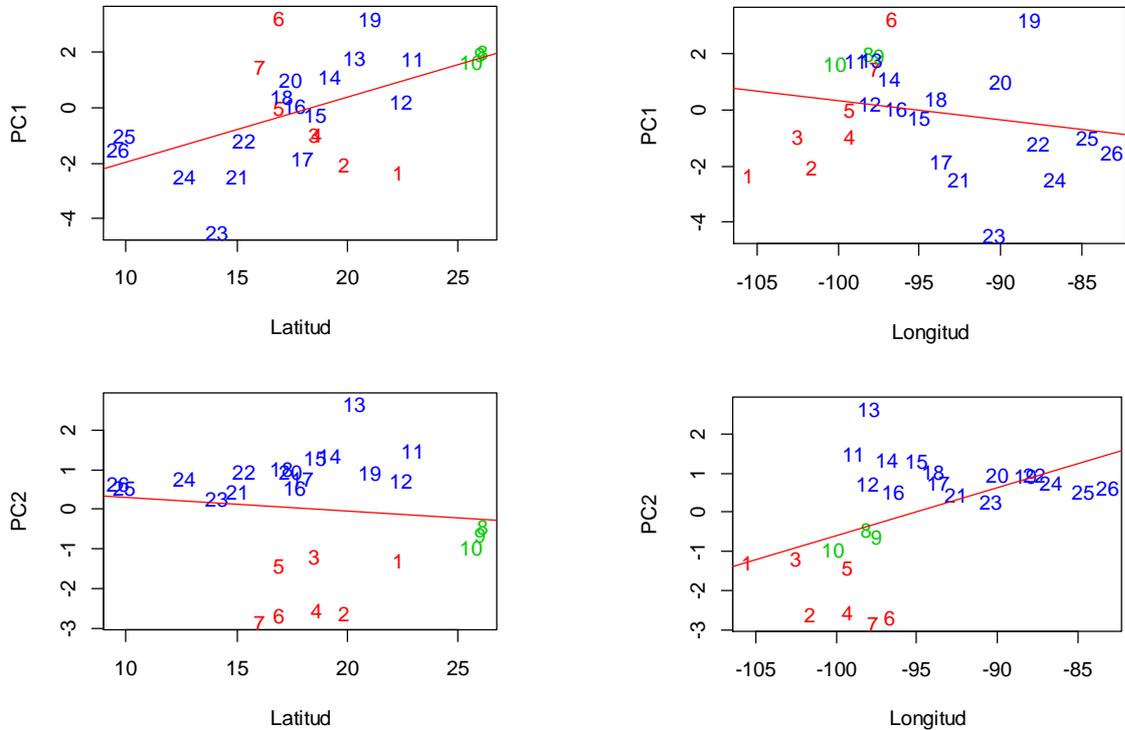


Figura 12. Gráficos de dispersión entre las coordenadas geográficas y los dos primeros componentes principales. En rojo se observa la línea de regresión.

Discusión

Variación debida al sexo

Una de las fuentes de variación, en cualquier especie, puede ser el sexo (Amadon 1959). En el género *Sporophila*, se ha reportado que existe una diferencia reconocible a simple vista entre el color del plumaje de hembras y machos, donde los machos son más coloridos, presentan patrones más complejos y contrastantes que las hembras, mientras que estas son pardas y muy similares en todas las especies (Campagna *et al.* 2012, Jaramillo 2011, de Schauensee 1952). *S. torqueola* no es la excepción y presenta el mismo patrón de diferencias entre ambos sexos, siendo el espéculo blanco en la base de las plumas primarias, el carácter de coloración más efectivo para distinguir entre ambos, aún en individuos juveniles y sin importar su origen geográfico; tal y como se observó en este trabajo y como se ha reportado en la literatura (Howell y Webb 1995, Ridgway 1901, de Schauensee 1952).

Además, en este trabajo se demostró que existe diferencia en la longitud de la cuerda alar y la rectriz central, siendo mayores los machos, lo que concuerda con el patrón observado en la mayoría de las especies de aves (Amadon 1959), y probablemente sea debido a una diferencia en el rol de cada sexo, especialmente durante la época reproductiva. Dado que las especies de *Sporophila* son gregarias y se han observado comportamientos agonistas entre machos de la misma especie (Benites *et al.* 2014, Forcey 2002), la competencia interespecífica puede representar una presión selectiva en favor de machos de un tamaño mayor. Por otro lado un tamaño menor en las hembras les puede facilitar el acceso a los recursos protegidos por los machos y reduce sus probabilidades de ser detectadas por depredadores (Rohwer 1983, Thompson 1991). Considerando lo anterior y la amplia variación observada en la coloración de los machos, el complejo *S. torqueola* representa también un buen modelo para el estudio de la maduración retrasada del plumaje (Olson 1968, Rohwer 1983, Skutch 1954, Thompson 1991) y la evolución de señales de jerarquía social (Rohwer 1982) en futuros trabajos.

Variación geográfica

Los resultados obtenidos permitieron distinguir los siguientes patrones de variación geográfica:

A) En todos los análisis, tanto morfométricos y en especial en los de patrones de coloración, se observó una congruencia entre los resultados de hembras y machos, que apoyan una diferenciación entre los individuos del occidente de México, del grupo *torqueola*, con los del resto de la distribución. Este patrón coincide principalmente con lo observado en otras especies, en las que también se encontró una diferencia entre las poblaciones de la llanura costera del

Pacífico de México, tales como en *Phaethornis longirostris* (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza 2013), *Rhodinocichla rosea* (Peterson y Rice 2004) o *Campylorhynchus rufinucha* (Vázquez-Miranda *et al.* 2009); por lo que se puede afirmar que se trata de un patrón biogeográfico común a varias especies, y no solo de aves (García 2006), siendo así el oeste de México un importante centro de diversificación de especies.

B) No hubo congruencia en la ubicación de las OGU's del grupo *sharpei*, ya que en el dendrograma de las hembras forman la segunda división del árbol y un grupo hermano al grupo *morelleti*, mientras que en el dendrograma de los machos están incluidos en un grupo mayor junto con la mayoría de las OGU's del extremo sur de la distribución. Además, también en el dendrograma de los machos, se incluye una unidad del grupo *torqueola* en la base del grupo *sharpei*. Este patrón también se recupera en el Análisis de Componentes Principales, donde este grupo se encuentra en una posición intermedia entre *torqueola* y *morelleti*, pero más cercana al primero. Se debe recordar que al tratarse de análisis basados en semejanza morfométrica, la posición discordante de los individuos de la subespecie *sharpei* en los dendrogramas, puede ser causada porque los individuos de este grupo poseen una morfología completamente diferente a la esperada por su ubicación e incluso más similar a la de individuos de poblaciones lejanas, sin que esta similitud morfológica sea debida a relaciones de parentesco cercano.

A pesar de su distancia geográfica, otras similitudes en los patrones de coloración de los grupos *torqueola* y *sharpei* ya habían sido observadas desde hace más de un siglo (Lawrence 1889). En ese caso se le debe tratar como un grupo morfológico aparte del grupo *morelleti*. También es destacable que este grupo no se distribuye tan al sur, al norte de Veracruz, como proponen algunos autores (Clements *et al.* 2015, Miller *et al.* 1957, Navarro-Sigüenza y Peterson 2004, Rising y Jaramillo 2011), sino que se le encuentra solo en las cercanías del río Bravo, y en la parte más norteña de Tamaulipas y Nuevo León, lo que coincide con lo inicialmente propuesto en trabajos previos (Eitniear 2012, Ridgway 1901, de Schauensee 1952).

C) También es destacable que en las OGU's de latitudes equivalentes, los individuos de *S. torqueola* son mayores que los de *S. morelleti*, según la longitud de la cuerda alar y la rectriz central. Dado que el tamaño corporal está correlacionado con muchos aspectos de la historia de vida de las especies (Woodward *et al.* 2005), puede haber varios factores ambientales que modifiquen la variación observada (Millien *et al.* 2006). Por ejemplo, *S. torqueola* habita en ambientes más estacionales que *S. morelleti*, donde la estación reproductiva y la época de mayor abundancia de alimento son más cortas, hay una mayor competencia por los recursos favoreciendo a los individuos de mayor tamaño, tal y como se ha propuesto para otras especies de aves (Ferree 2013).

D) Aunque estadísticamente significativa, la diferencia entre los grupos mayores es pequeña, menor a tres milímetros en todas las variables, por lo que no resulta apreciable a

simple vista. Esta gran similitud puede deberse a que los tres grupos comparten un nicho similar e historias de vida similares (Ferree 2013, Ridgway 1901, de Schauensee 1952, Skutch 1954). Dentro de los grupos mayores el grado de variación no es mayor a lo esperado por el azar, por lo que dos OGU's geográficamente separadas pueden aparecer muy cercanas en los resultados. Aquellos resultados que parecen constantes en todos los análisis son: la similitud entre los individuos del grupo *torqueola* de la Faja Volcánica Transmexicana y la depresión del Balsas; también resultan muy similares los individuos de la costa de Sinaloa y Jalisco. Dentro del grupo *morelleti* la variación está dominada principalmente por un gradiente norte-sur, con una división entre los individuos a ambos lados del Istmo de Tehuantepec, quedando los de la península de Yucatán junto con los del norte, y los de Chiapas y Tabasco más similares a los del sur.

En general, es más fácil apreciar estos patrones en los resultados obtenidos por el conjunto de datos de las hembras. En éstos datos también es más claro el modelo de tres grupos morfológicos. Ésta diferencia entre machos y hembras es aún más notoria en el resultado del Análisis Discriminante. Una posible explicación sería que los machos, quizá los juveniles, se desplacen una mayor distancia que las hembras antes de establecerse en un territorio, lo que reduciría la variación observada; sin embargo, a la fecha no existen reportes de esta clase de movimientos para la especie (Eitniewski 2012, Jaramillo 2011).

Variación clinal

Si bien no se observó correlación entre la latitud y el las medidas morfométricas, sí se notaron tendencias que pueden ser explicadas por reglas ecogeográficas. En los datos presentados, la mayor longitud del pico, el cual se sabe es usada por las aves como un radiador para dispersar el calor (Gill 2007, Scholander 1955), es mayor en cuanto más se está cerca de la línea del Ecuador, lo que concuerda con la regla de Allen (Allen 1877). Esta relación no es más evidente dado que hay otros factores que tienen más peso al modificar la forma y tamaño del pico en las aves, como el tipo de alimentación (Burns 1997, Burns *et al.* 2002, Jønsson *et al.* 2012) y las constricciones filogenéticas (Bright *et al.* 2016).

También se observó que las aves que se encuentran en las regiones más húmedas del sur, en especial en la costa del Pacífico de Chiapas y Guatemala, poseen un collar negro más amplio y presentan con menor frecuencia barras alares y bordes blancos en las remiges, lo que les da una coloración global más oscura, siguiendo la regla de Gloger (Gloger 1883). En el presente trabajo no se observó variación que concuerda con lo esperado por la regla de Bergmann (Bergmann 1847), y solo los datos del tamaño del pico parecen contradecirla, aunque pueden estar mejor explicados por la regla de Allen. Todo esto coincide con lo que se había reportado parcialmente en trabajos anteriores (de Schauensee 1952), aunque no se había explicado como variación clinal.

Es de notar que la tendencia norte-sur en el aumento del tamaño del pico, sobre todo en el grupo *morelleti*, termina por influenciar de forma muy importante en el PCA al grado que se puede sustituir el primer componente por las latitudes de cada Unidad Geográfica y obtener un gráfico con la misma estructura, por lo que podemos decir que esta clina en particular influye fuertemente en la variación total.

Implicaciones taxonómicas y para la conservación

En otros estudios, el uso de datos morfométricos, solos o en combinación con otros caracteres, ha permitido diferenciar a las especies que componen un complejo (Arbeláez-Cortés y Navarro-Sigüenza 2013, Navarro-Sigüenza *et al.* 2001, Rojas-Soto 2003).

Los resultados del PCA, el Análisis de Varianza y el Análisis Discriminante muestran que la diferencia entre los grupos morfológicos, son significativas y diagnosticables por medios estadísticos, por lo que deberían considerarse como tres especies separadas siguiendo el concepto filogenético (Cracraft 1985) o el concepto unificado de especie (De Queiroz 1998), por lo que así serán consideradas en el resto de este escrito; sin embargo, no deja de existir un alto grado de variación dentro de cada grupo. Esta propuesta de tres especies en el complejo coincide con lo mencionado por Navarro-Sigüenza y Peterson 2004; y coincide con Binford 1989, Ridgway 1901, y Stotz *et al.* 1996 en que *S. torqueola* y *S. morelleti* son especies distintas.

Independientemente de los caracteres morfométricos, es posible diferenciar de una forma más rápida y clara a *S. torqueola*, por su distribución alopatrida con respecto a *S. morelleti* y *S. sharpei*, y por la frecuencia con que aparecen los patrones de coloración, especialmente las barras alares. Éstas son características importantes dado que la coloración suele estar ligada a la reproducción y reconocimiento entre individuos (Benites *et al.* 2010). En otras especies de *Sporophila* también se han observado diferencias importantes en la coloración y el canto, en especies en simpatria, por lo que es posible que la selección sexual esté actuando rápidamente produciendo la alta tasa de especiación observada en el género, con poca variación morfológica (Benites *et al.* 2010, Campagna *et al.* 2012).

Si bien es posible creer que las áreas de distribución de *S. torqueola* y *S. morelleti* pudieran entrar en contacto en Oaxaca, las observaciones en campo apoyan una separación completa y la ausencia de individuos con características híbridas (Binford 1989, eBird 2012, Jaramillo 2011). Aunque escasos (Pyle 1997), los datos disponibles (Eitniear 2012, Forcey 2002, Skutch 1954) sugieren que la temporada de reproducción de las tres especies varía entre ellas (*S. torqueola*: Enero a Julio, *S. morelleti*: Abril a Diciembre, *S. sharpei*: Abril a Julio) lo que podría actuar como una presión de selección contra los híbridos, tal y como ocurre en otras especies de aves (Rohwer y Manning 1990).

Otra diferencia importante entre ambos grupos, aunque no evaluada en este trabajo, es que posiblemente *S. torqueola* presente una mayor plasticidad ecológica, dado que se han observado individuos fuera de su área de distribución reportada en la literatura (i.e. en Baja California Sur, Sonora, Guanajuato y Ciudad de México) (eBird 2012, GBIF 2013, iNaturalist 2016). Destaca la población de la Ciudad de México, que se encuentra en un altiplano en vez de tierras bajas y que ha sido observada desde el siglo XIX (Peterson y Navarro-Sigüenza 2006).

Si bien con los datos presentados en este trabajo es posible diferenciar a *S. sharpei* como una especie distinta a *S. morelleti*; su diferencia morfológica es mucho menor que la que hay con *S. torqueola*, por lo que resulta deseable corroborar su independencia mediante el uso de otros tipos de caracteres. De aceptarse esta propuesta taxonómica, traería consigo importantes consecuencias para la conservación de *Sporophila sharpei*, que pasaría a ser una especie cuasiendémica para México, con un área de distribución restringida y amenazada debido a que, a pesar de alimentarse de semillas de cultivos, se ha registrado una importante disminución en sus poblaciones en Texas por causas desconocidas (Eitniear y Rueckle 1995, Oberholser et al. 1974). El estado de su población en México se desconoce debido a que los factores sociales dominantes en la región dificultan el realizar los estudios pertinentes. Es necesario evaluar si realmente existe esta disminución poblacional y cuáles son sus causas (Eitniear 2012).

Por otro lado, *S. torqueola* es una especie endémica de México y específicamente a la región de las tierras bajas del Pacífico. Esta zona ha sido considerada por varios autores como relevante y de alta prioridad para la conservación por su gran riqueza de endemismos y por estar amenazada por la destrucción de sus hábitats naturales, especialmente el bosque tropical caducifolio (Ceballos y Garcia 1995, García-Trejo y Navarro-Sigüenza 2004, Navarro-Sigüenza et al. 2014, Peterson y Navarro-Sigüenza 2000). Sin embargo, la capacidad de *S. torqueola* para explotar los cultivos como fuente de alimento hace pensar en que no corre un riesgo inmediato. En todo caso las principales amenazas para esta especie podría ser la pérdida de su hábitat de anidación y el comercio de fauna silvestre. De igual manera, *S. morelleti* al ser la especie más ampliamente distribuida, también puede considerarse la menos amenazada, de hecho han ocurrido nuevos registros de esta especie en Costa Rica y Panamá (Eitniear 2012).

Finalmente, para completar el conocimiento sobre los patrones de variación y diversificación y ayudar a delimitar los linajes dentro de este complejo; futuros trabajos deberían incluir fuentes de información diferentes, tales como el análisis de datos cualitativos o cuantitativos sobre los cantos, el uso de técnicas de espectrofotometría para la coloración y los basados en datos genéticos. También sería prioritario ampliar la descripción de ciclo de vida e historia natural de las tres especies, pues los datos que se tienen provienen de muy pocas fuentes (Eitniear 2012, Skutch 1954).

Conclusiones

- La variación morfológica y en coloración en el complejo *Sporophila torqueola* se debe a tres factores principales e independientes: variación sexual, variación clinal y variación geográfica.
- Los patrones de diferenciación entre sexos se deben a una mayor longitud de las rectrices y la cuerda alar de los machos, así como una coloración más compleja y la presencia de un parche de coloración blanca en la base de las plumas primarias.
- La variación clinal corresponde a lo esperado según las reglas ecogeográficas de Allen y Glogger, es decir, los individuos de zonas cálidas y húmedas presentan un menor tamaño en el pico y una coloración más oscura.
- La variación geográfica corresponde con un patrón de diversificación similar al observado en otras especies, según el cual los individuos del oeste de México (*S. torqueola*) y los del noreste (*S. sharpei*), pertenecen a especies diferentes a la de distribución más amplia (*S. morelleti*). Los tres grupos son diagnosticables por diferencias tanto morfométricas como de coloración.
- Según su área de distribución, *S. torqueola* es una especie endémica de México; *S. sharpei* es una especie de distribución restringida y con declive poblacional; y *S. morelleti* conserva una distribución amplia, también con una amplia variación relacionada principalmente a gradientes ecológicos.

Referencias

- Adel, F., K. J. Burns, J. C. Eitniewski, y T. S. Schulenberg. 2010. White-collared seedeater (*Sporophila torqueola*). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. *Neotropical Birds Online*. [En línea.] Disponible en http://neotropical.birds.cornell.edu/portal/species/overview?p_p_spp=624076.
- Aldrich, J. W., y F. C. James. 1991. Ecogeographic Variation in the American Robin (*Turdus migratorius*). *The American naturalist* 108:230–249.
- Allen, J. A. 1877. The influence of Physical conditions in the genesis of species. *Radical Review* 1:108–140.
- Alström, P. E. R., P. C. Rasmussen, U. Olsson, y P. E. R. Sundberg. 2008. Species delimitation based on multiple criteria : the Spotted Bush Warbler *Bradypterus thoracicus* complex (Aves : Megaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154:291–307.
- Amadon, D. 1959. The Significance of Sexual Differences in Size among Birds. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103:531–536.
- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds. 7th editio. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Arbeláez-Cortés, E., y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexican populations of *Phaethornis longirostris* (Aves: Trochilidae). *Zootaxa* 3716:81–97.
- Arbeláez-Cortés, E., A. G. Navarro-Sigüenza, y J. García-Moreno. 2012. Phylogeny of woodcreepers of the genus *Lepidocolaptes* (Aves, Furnariidae), a widespread Neotropical taxon. *Zoologica Scripta* 41:363–373.
- Areta, J. I. 2008. Entre Ríos Seedeater (*Sporophila zelichi*): a species that never was. *Journal of Field Ornithology* 79:352–363.
- Areta, J. I. 2009. Paedomorphosis in *Sporophila* seedeaters. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 129:98–103.
- Areta, J. I. 2010. Sistemática y especiación en los Capuchinos (Aves: Sporophila). Tesis. Universidad Nacional de La Plata.
- Areta, J. I., A. Bodrati, G. Thom, A. E. Rupp, M. Velazquez, I. Holzmann, E. Carrano, y C. E. Zimmermann. 2013. Natural History, Distribution, and Conservation of Two Nomadic *Sporophila* Seedeaters Specializing on Bamboo in the Atlantic Forest. *The Condor* 115:237–252.
- Areta, J. I., y K. L. Cockle. 2012. A theoretical framework for understanding the ecology and conservation of bamboo-specialist birds. *Journal of Ornithology* 153:163–170.
- Areta, J. I., J. I. Noriega, L. Pagano, y I. Roesler. 2011. Unravelling the ecological radiation of the capuchinos : systematics of Dark-throated Seedeater *Sporophila ruficollis* and description of a new dark-collared form. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 131:4–23.
- Areta, J. I., V. de Q. Piacentini, E. Haring, A. Gamauf, L. F. Silveira, E. Machado, y G. M. Kirwan. 2016. Tiny Bird, Huge Mystery — The Possibly Extinct Hooded Seedeater (*Sporophila melanops*) Is a Capuchino with a Melanistic Cap. *Plos One* 11:1–19.
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: Strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography* 11:505–523.
- Benites, P., L. Campagna, y P. L. Tubaro. 2014. Song-based species discrimination in a rapid Neotropical radiation of grassland seedeaters. *Journal of Avian Biology* 46:55–62.

- Benites, P., M. D. Eaton, D. a. Lijtmaer, S. C. Lougheed, y P. L. Tubaro. 2010. Analysis from avian visual perspective reveals plumage colour differences among females of capuchino seedeaters (*Sporophila*). *Journal of Avian Biology* 41:597–602.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gött. Studien* 3:595–708.
- Binford, L. C. 1989. A distributional Survey of the Birds of the Mexican State of Oaxaca. *Ornithological Monographs*. The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- BirdLife International. 2016a. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-3. [En línea.] Disponible en <http://www.iucnredlist.org/search>.
- BirdLife International. 2016b. *Sporophila torqueola*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T103816948A94816541*. [En línea.] Disponible en <http://www.iucnredlist.org/details/103816948/0>.
- Bolívar-Leguizamón, S., y L. F. Silveira. 2015. Morphological variation and taxonomy of *Lepidocolaptes angustirostris* (Vieillot, 1818) (Passeriformes: Dendrocolaptidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 55:281–316.
- Bright, J. a, J. Marugán-Lobón, S. N. Cobb, y E. J. Rayfield. 2016. The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113:5352–5357.
- Burns, K. J. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical birds. *Molecular phylogenetics and evolution* 8:334–48.
- Burns, K. J., S. J. Hackett, y N. K. Klein. 2002. Phylogenetic relationships and morphological diversity in Darwin's Finches and their relatives. *Evolution* 56:1240–1252.
- Burns, K. J., A. J. Shultz, P. O. Title, N. A. Mason, F. K. Barker, J. Klicka, S. M. Lanyon, y I. J. Lovette. 2014. Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular phylogenetics and evolution* 75:41–77.
- Burt, E. H., y J. M. Ichida. 2004. Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor* 106:681–686.
- Campagna, L., P. Benites, S. C. Lougheed, D. A. Lijtmaer, A. S. Di Giacomo, M. D. Eaton, y P. L. Tubaro. 2012. Rapid phenotypic evolution during incipient speciation in a continental avian radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:1847–1856.
- Campagna, L., I. Gronau, L. F. Silveira, A. Siepel, y I. J. Lovette. 2015. Distinguishing noise from signal in patterns of genomic divergence in a highly polymorphic avian radiation. *Molecular Ecology* 24:4238–4251.
- Campagna, L., D. A. Lijtmaer, K. C. R. Kerr, A. S. Barreira, P. D. N. Hebert, S. C. Lougheed, y P. L. Tubaro. 2010. DNA barcodes provide new evidence of a recent radiation in the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). *Molecular Ecology Resources* 10:449–458.
- Campagna, L., L. F. Silveira, P. L. Tubaro, y S. C. Lougheed. 2013. Identifying the sister species to the rapid capuchino seedeater radiation (Passeriformes: *Sporophila*). *The Auk* 130:645–655.
- Ceballos, G., y A. Garcia. 1995. Conserving Neotropical Biodiversity : The Role of Dry Forests in Western Mexico. *Conservation Biology* 9:1349–1353.
- Chesser, R. T., R. C. Banks, K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, A. G. Navarro-Sigüenza, P. C. Rasmussen, J. V Remsen, *et al.* 2015. Fifty-sixth Supplement to the American Ornithologists' Union: Check-list of North American Birds. *The Auk* 132:748–764.

- Clark, G. A. 1986. Systematic Interpretations of Foot-Scute Patterns in Neotropical Finches. *The Wilson Bulletin* 98:594–597.
- Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, D. Roberson, T. A. Fredericks, B. L. Sullivan, y C. L. Wood. 2015. The eBird/Clements checklist of birds of the world: v2015. [En línea.] Disponible en <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.
- Cockle, K. L., y J. I. Areta. 2013. Specialization on bamboo by Neotropical birds. *The Condor* 115:217–220.
- Conklin, J. R., P. F. Battley, M. A. Potter, y D. R. Ruthrauff. 2011. Geographic variation in morphology of Alaska-breeding bar-tailed godwits (*Limosa lapponica*) is not maintained on their nonbreeding grounds in New Zealand. *The Auk* 128:363–373.
- Cracraft, J. 1985. Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna : Areas of Endemism. *Ornithological Monographs. Neotropical Ornithology* 36:49–84.
- eBird. 2012. eBird: An online database of bird distribution and abundance [web application]. *eBird, Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York*. [En línea.] Disponible en <http://ebird.org/content/ebird/>.
- Eitniewski, J. C. 2012. White-collared Seedeater (*Sporophila torqueola*). Cornell Lab of Ornithology, Ithaca. *The Birds of North America Online*. [En línea.] Disponible en <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/278>.
- Eitniewski, J. C., y T. Rueckle. 1995. Successful nesting of the White-collared Seedeater in Zapata County, Texas. *Bulletin of the Texas Ornithological Society* 28:20–22.
- Ferree, E. D. 2013. Geographic variation in morphology of Dark-eyed Juncos and implications for population divergence. *The Wilson Journal of Ornithology* 125:454–470.
- Forcey, J. M. 2002. Notes on the Birds of Central Oaxaca , Part III : Hirundinidae to Fringillidae. *Huitzil* 3:43–55.
- Fox, J., y S. Weisberg. 2011. An {R} Companion to Applied Regression. second. Sage, Thousand Oaks, CA.
- García-Trejo, E. A., y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Patrones biogeográficos de la riqueza de especies y el endemismo de la avifauna en el oeste de México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20:167–185.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25–46.
- GBIF, (Global Biodiversity Information Facility). 2013. GBIF. Global Biodiversity Information Facility. [En línea.] Disponible en <http://www.gbif.org/>.
- Gill, F. 2007. *Ornithology*. 3th edición. W. H. Freeman and Company, New York, N.Y.
- Gill, F., y D. Donsker. 2017. IOC World Bird List (v 7.1). [En línea.] Disponible en www.worldbirdnames.org.
- Gloger, C. L. 1883. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's. Breslau, in comisión bei August Schulz und Comp, Berlin.
- Helbig, A. J., A. G. Knox, D. T. Parkin, G. Sangster, y M. Collinson. 2002. Guidelines for assigning species rank. *Ibis* 144:518–525.
- Hosner, P., y D. Lebbin. 2006. Observations of plumage pigment aberrations of birds in Ecuador, including Ramphastidae. *Boletín SAO XVI*:30–43.
- Howell, S. N. G., y S. Webb. 1995. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- iNaturalist. 2016. iNaturalist.org: A Community for Naturalists. [En línea.] Disponible en <http://www.inaturalist.org/>.
- Jaramillo, A. 2011. Species account of *Sporophila torqueola*. Página 651 en Handbook of the birds of the world. Volume 16 (J. Del Hoyo, A. Elliot y D. Christie, Eds.). Linx Edicions, Barcelona.
- Jønsson, K. A., P. Fabre, S. A. Fritz, R. S. Etienne, R. E. Ricklefs, y T. B. Jørgensen. 2012. Ecological and evolutionary determinants for the adaptive radiation of the Madagascan vangas. PNAS 109.
- Lawrence, G. N. 1889. A new name for the species of *Sporophila* from Texas, generally known as *S. morelleti*. The Auk 6:53–54.
- Lijtmaer, D. A., N. M. M. Sharpe, P. L. Tubaro, y S. C. Loughheed. 2004. Molecular phylogenetics and diversification of the genus *Sporophila* (Aves: Passeriformes). Molecular Phylogenetics and Evolution 33:562–579.
- Machado, É., y L. F. Silveira. 2011. Plumage variability and taxonomy of the Capped Seedeater *Sporophila bouvreuil* (Aves: Passeriformes: Emberizidae). Zootaxa 2781:49–62.
- Martínez-Meyer, E., a T. Peterson, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2004. Evolution of seasonal ecological niches in the *Passerina* buntings (Aves: Cardinalidae). Proceedings. Biological sciences / The Royal Society 271:1151–7.
- Mason, N. A., y K. J. Burns. 2013. Molecular Phylogenetics of the Neotropical Seedeaters and Seed-Finches (*Sporophila*, *Oryzoborus*, *Dolospingus*). Ornitología Neotropical 24:139–155.
- Miller, A. H., H. Friedmann, L. Griscom, y R. T. Moore. 1957. Distributional Check-List of the Birds of Mexico. Part 2. Pacific Coast Avifauna 33:1–436.
- Millien, V., S. Kathleen Lyons, L. Olson, F. A. Smith, A. B. Wilson, y Y. Yom-Tov. 2006. Ecotypic variation in the context of global climate change: Revisiting the rules. Ecology Letters 9:853–869.
- Montaño-Rendón, M., L. A. Sánchez-González, G. Hernández-Alonso, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2015. Genetic differentiation in the Mexican endemic Rufous-backed Robin, *Turdus rufopalliatus* (Passeriformes: Turdidae). Zootaxa 4034:495–514.
- Moreno-Palacios, M., S. Losada-Prado, y M. Á. Echeverry-Galvis. 2013. Ciclos de reproducción y muda del volatinero negro (*Volatinia jacarina*) y el semillero gris (*Sporophila intermedia*) en un matorral secundario la norte de Tolima, Colombia. Ornitología Neotropical 24:412–431.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207–257.
- Navarro-Sigüenza, A. G., y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. Biota Neotropica 4:1–32.
- Navarro-Sigüenza, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano, y H. Benítez-Díaz. 2001. Species Limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. The Wilson Bulletin 113:363–372.
- Navarro-Sigüenza, A. G., M. F. Rebón-Gallardo, A. Gordillo Martínez, A. T. Peterson, H. Berlanga García, y L. Sánchez González. 2014. Biodiversidad de las aves en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85:476–495.
- Oberholser, H. C., L. A. Fuertes, y E. B. Kincaid. 1974. Bird life of Texas. Press, University of Texas, Austin TX.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O’Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, y H. Wagner. 2016. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D’Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, *et al.* 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. Bioscience 51:933–938.

- Olson, S. L. 1966. A partly chestnut specimen of Variable Seedeater. *The Wilson Bulletin* 78:127. JSTOR.
- Olson, S. L. 1968. Possible breeding of some seedeaters in subadult plumage. *Florida Natural* 41:20.
- Olson, S. L. 1981. Revision Of The Subspecies Of *Sporophila angolensis* Aves Emberizinae. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94:43–51.
- Ouellet, H. 1992. Speciation, zoogeography and taxonomic problems in the neotropical genus *Sporophila* (Aves:Emberizinae). *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 112:125–135.
- Padial, J. M., A. Miralles, I. J. De la Riva, y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology* 7:16.
- Peterson, A. T., y A. G. Navarro-Sigüenza. 2000. Western Mexico: a significance centre of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* 14:42–46.
- Peterson, A. T., y A. G. Navarro-Sigüenza. 2006. Hundred-year changes in the avifauna of the Valley of Mexico , Distrito Federal , Mexico. *Huitzil* 7:4–14.
- Peterson, A. T., y N. H. Rice. 2004. Geographic Variation in the Rosy Thrush-Tanager (*Rhodinocichla rosea*) Complex of Mesoamerica (Aves : Passeriformes). *Biota Neotropica* 4:1–7.
- Pyle, P. 1997. *Identification Guide to North American Birds, Part I: Columbidae to Ploceidae*. Second. Slate Creek Press, Bolinas, CA.
- De Queiroz, K. 1998. The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation: A Conceptual Unification and Terminological Recommendations. Páginas 57–75 *en* *Endless forms: Species and speciation* (D. J. Howard y S. H. Berlocher, Eds.). Oxford University Press, Oxford, UK.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56:879–886.
- R Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rae, T. C. 1998. The Logical Basis for the use of Continuous Characters in Phylogenetic Systematics. *Cladistics* 14:221–228.
- Ratcliffe, L. M., y Grant. 1983. Species recognition in Darwin's Finches (*Geospiza*, Gould). I. Discrimination by morphological cues. *Animal Behaviour*:1139–1153.
- Repenning, M., C. E. Rovedder, y C. S. Fontana. 2010. Another color morph of *Sporophila* seedeater from the capuchinos group (Aves, Emberizidae). *Iheringia, Série Zoologia* 100:369–378.
- Ridgely, R. S., y G. Tudor. 1989. *The birds of South America: Volume 1: the oscine passerines*. Vol. 1. University of Texas Press, Austin TX.
- Ridgway, R. 1901. *The Birds of North and Middle America*. Part I. *Bulletin of the United States National Museum* 50:1–715.
- Rising, J. D., y A. Jaramillo. 2011. Species accounts of *Sporophila*, *Oryzoborus* & *Dolospingus* (Family Emberizidae). Páginas 645–665 *en* *Handbook of the birds of the world*. Volume 16 (J. Del Hoyo, A. Elliot y D. Christie, Eds.). Linx Edicions, Barcelona.
- Robbins, M. B., M. J. Braun, C. J. Huddleston, D. W. Finch, y C. M. Milensky. 2005. First Guyana records, natural history and systematics of the White-naped Seedeater *Dolospingus fringilloides*. *Ibis* 147:334–341.

- Rohwer, S. 1982. The evolution of reliable and unreliable badges of fighting ability. *American Zoologist* 22:531–546.
- Rohwer, S. 1983. Testing the female mimicry hypothesis of delayed plumage maturation : A Comment on procter-gray and holmes. *Evolution; international journal of organic evolution* 37:421–423.
- Rohwer, S., y J. Manning. 1990. Differences in timing and number of molts for Baltimore and Bullock's Orioles : Implications to hybrid fitness and theories of delayed plumage maturation. *The Condor* 92:125–140.
- Rojas-Soto, O. R. 2003. Geographic variation of the curve-billed thrasher (*Toxostoma curvirostre*) complex. *The Auk* 120:311–322.
- Ruiz-Sánchez, A., K. Renton, R. Landgrave-Ramírez, E. F. Mora-Aguilar, y O. Rojas-Soto. 2015. Ecological niche variation in the Wilson's warbler *Cardellina pusilla* complex. *Journal of Avian Biology* 46:516–527.
- Sato, A., H. Tichy, O. U. Colm, P. R. Grant, B. R. Grant, y J. Klein. 2001. On the Origin of Darwin's Finches. *Molecular biology and evolution* 18:299–311.
- de Schauensee, R. M. 1952. A Review of the Genus *Sporophila*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 104:153–196.
- Scholander, P. F. 1955. Evolution of climatic adaptation in homeotherms. *Evolution* 9:15–26.
- SEMARNAT, (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre, México, D. F.
- Sick, H. 1963. Hybridization in certain Brazilian fringillidae (*Sporophila and Oryzoborus*). *Proceedings of the International Ornithological Congress* 13:161–170.
- Skutch, A. F. 1954. Life Histories of Central American Birds. Families Fringillidae, Thraupidae, Icteridae, Parulidae and Coerebidae. *Pacific Coast Avifauna* 31:1–448.
- Sosa-López, J. R., D. J. Mennill, y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Geographic variation and the evolution of song in Mesoamerican rufous-naped wrens *Campylorhynchus rufinucha*. *Journal of Avian Biology* 44:027–038.
- Stiles, F. G. 1996. When black plus white equals gray: the nature of variation in the Variable Seedeater complex (Emberizidae: *Sporophila*). *Ornitología Neotropical* 7:75–107.
- Stiles, F. G. 2004. The Tumaco Seedeater (*Sporophila insulata* EMBERIZIDAE): a species that never was? *Ornitología Neotropical* 15:17–30.
- Stiles, F. G. 2009. a Review of the Genus *Momotus* (Coraciiformes: Momotidae) in Northern South America and Adjacent Areas. *Ornitología Colombiana* 8:29–75.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, y D. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Thompson, C. W. 1991. The sequence of molts and Plumages in painted buntings and implications for theories of delayed plumage maturation. *The Condor* 93:209–235.
- UNIBIO, (Unidad de Informática para la Biodiversidad - Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Biología). 2013. UNIBIO. Unidad de Informática para la Biodiversidad. *Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Biología*. [En línea.] Disponible en <http://unibio.unam.mx/>.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza, y K. E. Omland. 2009. Phylogeography of the Rufous-Naped Wren

- (*Campylorhynchus rufinucha*): Speciation and Hybridization in Mesoamerica. *The Auk* 126:765–778.
- Venables, M. N., y B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth. Springer, New York, N.Y.
- VertNet. 2013. VertNet. *National Science Foundation*. [En línea.] Disponible en <http://vertnet.org/>.
- Vizentin-Bugoni, J., J. I. Areta, A. G. Di Giacomo, A. S. Di Giacomo, F. Jacobs, M. A. Afonso Coimbra, y R. A. Dias. 2013. Breeding biology and conservation of the Marsh Seedeater *Sporophila palustris*. *Bird Conservation International* 23:147–158.
- Webster, J. D., y J. R. Webster. 1999. Skeletons and the genera of sparrows (Emberizinae). *The Auk* 116:1054–1074.
- Woodward, G., B. Ebenman, M. Emmerson, J. M. Montoya, J. M. Olesen, A. Valido, y P. H. Warren. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20:402–409.
- Zink, R. M. 1989. The Study of Geographic Variation. *The Auk* 106:157–160.
- Zink, R. M., D. L. Dittmann, J. Klicka, y R. C. Blackwell-Rago. 1994. Evolutionary patterns of morphometrics, allozymes, and mitochondrial DNA in Thrashes (Genus *Toxostoma*). *The Auk* 116:1021–1038.